

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ИНСТИТУТ ЛЕСА

В. И. ШУБИН

МАКРОМИЦЕТЫ
ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ
ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ
И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

Ответственный редактор

Б. А. ТОМИЛИН



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1990

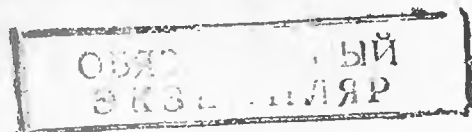
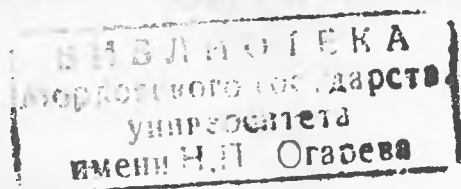
Е6

Шубин В. И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. — Л.: Наука, 1990. — 197 с.

Монография представляет собой сводку по макромицетам лесных фитоценозов средней и северной подзон таежной зоны. Анализируются их состав, симбиотические связи с древесными породами, изменения видового состава и урожая в течение сезона и в зависимости от погодных условий года. Рассматривается влияние на плодоношение макромицетов лесохозяйственных мероприятий и обосновываются предложения по охране хозяйственно ценных видов. Библиогр. 285 назв. Ил. 29. Табл. 92.

Рецензенты: В. В. ЕРШОВ, Н. И. КАЗИМИРОВ

1397312



Ш 1906000000-510
055(02)-90 562-89

ISBN 5-02-026568-3

© Издательство «Наука», 1990 г.

ВВЕДЕНИЕ

В лесных фитоценозах макромицеты (шляпочные грибы) представлены сапротрофами, симбиотрофами и паразитами. Основное внимание в работе уделено симбиотрофам или микоризным грибам, которые по численности видов занимают второе место после сапротрофов, а по массе плодовых тел — главенствующее положение среди макромицетов. В лесу микоризные грибы представляют специализированную группу макромицетов, по почвенному питанию симбиотически связанную с древесными растениями. В процессе эволюционного развития высших растений и грибов у растений сформировался своеобразный орган — микориза (грибокорень). Все лесообразующие породы таежной зоны получают воду и элементы питания из почвы через микоризы. Переход к микосимбиотрофии происходит в первые годы жизни древесных растений. Микосимбиотрофия увеличивает способность растений к извлечению элементов питания из органических веществ, труднорастворимых минералов и слабых почвенных растворов, повышает устойчивость корней к поражению патогенными грибами и к загрязнению почвы токсическими веществами. Ослабление микоризообразования у древесных растений и обеднение состава микоризных грибов, как правило, сопровождается ухудшением состояния лесов и падением в них прироста древесины. Поэтому увеличение в лесу разнообразия микоризных грибов и создание благоприятных условий для их развития имеет важное значение для выращивания высокопродуктивных лесных фитоценозов.

Микоризные грибы получают от растения углеводы, что повышает их конкурентоспособность по отношению к другим макромицетам. Однако общность их происхождения с сапротрофами является причиной отсутствия между ними резких границ, и это служит предметом разногласий о трофической принадлежности многих видов макромицетов. Поэтому подробно рассмотрены существующие методы определения связей микоризных грибов с древесными породами для установления симбиотрофов.

Наиболее слабой стороной в изучении экологии макромицетов является то, что оно основывается на наблюдениях за плодовыми телами, в появлении которых отражаются изменения плодоношений сезонных, годовичных и сукцессионных. Поскольку все эти процессы происходят одновременно, то установление причинных связей чрезвычайно усложнено. Один из путей преодоления данного затруднения заключается в организации стационарных исследований. Нами проведены ежегодные наблюдения за плодоношением макромицетов на постоянных участках длительностью 18 лет. Другой путь расширения возможностей исследования экологии макромицетов, который использован нами, заключается в привлечении данных об особенностях развития в почве мицелия макромицетов, микориз древесных растений и микрофлоры. Однако многие особенности экологии макромицетов не могут быть объяснимы из-за низкого уровня знаний по биологии плодоношения симбиотрофов и невозможности учета множества прямых и косвенных факторов, влияющих на формирование плодовых тел макромицетов. Такое положение обусловило насыщенность книги фактическим материалом.

В книге много внимания уделено влиянию удобрений на плодоношение макромицетов. Результаты этих исследований позволили определить возможные изменения урожая макромицетов в удобренных лесах. Но еще большее значение они имеют для понимания экологии макромицетов в зависимости от содержания в почве элементов питания, присутствия почвоулучшающих древесных растений, причин сукцессии макромицетов с развитием древостоя и после его рубки. Большинство видов макромицетов снижает плодоношение при интенсивном внесении азотсодержащих удобрений, что согласуется с постоянным дефицитом азота в лесных почвах таежной зоны. На этом фоне очень наглядна небольшая по числу видов, но характерная по особенностям экологии и отзывчивости на внесение удобрений группа макромицетов, названная нами грибами-питрофилами. Наиболее яркими представителями этой группы являются *Paxillus involutus* и *Lactarius necator*, плодоношение которых можно вызвать внесением азота, повышенную потребность в котором они удовлетворяют в естественных условиях за счет ольхи серой.

В настоящее время увеличивается негативное влияние на макромицеты таежных лесов рекреации, а также промышленного загрязнения воздуха и почвы. Поэтому возрастает значение лесных заповедников в сохранении редких видов и разнообразия макромицетов. Все ценные лесные съедобные грибы — симбиотрофы, и экологизация лесоводства должна основываться на особенностях микосимбиотрофии древесных растений. Нами рассмотрены вопросы рационального использования съедобных грибов и даны предложения по стимулированию их плодоношения лесоводственными мероприятиями с учетом перспектив развития лесного хозяйства. В дальнейшем возможности решения этой задачи увеличатся за счет применения микоризации древесных растений культурами ценных грибов-симбионтов.

В книге обобщены результаты 36-летних исследований экологии и плодоношения макромицетов лесных фитоценозов таежной зоны Северо-Запада европейской части СССР. Стационарные исследования сочетались с экспедиционными, что позволило охватить наблюдениями район от южной подзоны тайги до Заполярья.

Автор выражает глубокую признательность сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Э. Л. Нездойминого за ценные указания в определении и уточнении видов грибов, а также сотрудникам Института леса Карельского филиала АН СССР Л. В. Еремеевой, Л. А. Семеновой, Р. Г. Слуцкой и Х. И. Хирвонен за участие в сборе материалов и помощь в подготовке рукописи.

Глава 1. МАКРОМИЦЕТЫ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

Состояние и задачи исследований экологии макромицетов

Начиная с 60-х годов XX в. в таежной зоне европейского Севера СССР резко возросли объемы работ по лесовосстановлению, уходу за лесом и лесоосушительной мелиорации. В результате хозяйственной деятельности человека часто происходят резкие изменения лесорастительных условий, возникают качественно новые лесные фитоценозы, увеличиваются площади под хвойными и лиственными молодняками. Все очевидней становится необходимость разработки научных основ ведения лесного хозяйства, предусматривающих не только создание высокопроизводительных насаждений, но и повышение всех видов пользования лесом без нарушения его биологического равновесия. Выполнение этой задачи возможно только при организации лесоводства на экологической основе. Отсюда повышенный интерес к изучению других компонентов лесных биогеоценозов. В этом отношении большого внимания заслуживают макромицеты, выступающие в роли сапротрофов и симбионтов.

Экологию грибов-сапротрофов лесных биогеоценозов южной подзоны тайги исследовали В. Я. Частухин и М. А. Николаевская (1969) и Л. Г. Бурова (1986). Специальных исследований, посвященных экологии этой группы грибов в таежной зоне европейского Севера, нет. Некоторые сведения о них содержатся в работах С. В. Родионовой (1973), В. И. Шубина (1973, 1976), В. И. Шубина и В. И. Крутова (1979) и Л. Г. Буровой (1986).

Грибы, образующие микоризы у древесных пород, изучали многие исследователи. Наиболее полный перечень микоризообразователей основных древесных пород таежной зоны приведен в работах Б. П. Василькова (1948, 1955), микоризным грибам древесных и кустарниковых пород посвящена сводка Трепа (Треппе, 1962), состав микоризных грибов Приморского края опубликован Л. Н. Васильевой (1973), микоризообразователи Средней Сибири описаны Э. Л. Нездойминого (1968, 1970), данные о видовом составе микоризных грибов таежной зоны европейской части СССР имеются в работах Э. Л. Нездойминого (1983) и Л. Г. Буровой (1971, 1986), В. И. Шубина (1973, 1988), В. И. Шубина и В. И. Крутова (1979).

На территории таежной зоны европейского Севера СССР выявлено 473 вида и форм макромицетов, из них, по нашим наблюдениям, 254 являются микоризообразователями у лесообразующих пород (Шубин, 1988). Микоризные грибы относятся к 51 роду, 22 семействам, 8 порядкам и 3 классам — *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Gasteromycetes*. Самый представительный класс *Basidiomycetes*, включающий 95.7 % от общего числа видов. По степени участия в общей численности выделяют роды *Cortinarius* (29.2 %), *Lactarius* (18.3), *Russula* (16.8) и *Tricholoma* (12.9 %). У 32 видов макромицетов симбиотрофные связи с древесными породами установлены недостаточно точно, и их с меньшим основанием можно отнести к сапротрофам. Наибольшее относительное число таких сомнительных видов выделено среди *Ascomycetes*, а среди *Basidiomycetes* — в семействах *Clavariaceae*, *Cantharellaceae* и особенно *Agaricaceae* и *Strophariaceae*. В сем. *Cortinariaceae* есть сомнительные симбиотрофы среди пред-

ставителей родов *Inocybe*, *Hebeloma* и *Naucaria*. Все виды родов *Amanita*, *Boletus*, *Gomphidius*, *Lactarius* и *Xerocomus* относятся к симбиотрофам. В родах *Cortinarius*, *Dermocybe*, *Hygrophorus*, *Inocybe*, *Laccaria* и *Tricholoma* преобладают микоризные грибы. Из них очень слабо изучен в отношении связей с древесными растениями наиболее многочисленный род *Cortinarius*.

Эктотрофные микоризы у многих древесных и кустарниковых лесных растений формируют грибы с подземными карпофорами из родов *Tuber* и *Rhizopogon*.

Из приведенных данных видно, что микоризные грибы представляют собой очень неоднородную в систематическом отношении трофическую группу. Такая неоднородность группы симбиотрофов и слабая специализация большинства видов по связям с высшими растениями указывают на независимость происхождения среди макромицетов и относительную эволюционную молодость микосимбиотрофии (Коваленко, 1987).

Факты сожительства грибов с высшими растениями известны давно. Первоначально большинство исследователей принимало гифы грибов за органы растений. На их грибное происхождение впервые указал Рейсек (Reissek, 1847).

В 1856 г. русский писатель-натуралист С. Т. Аксаков на основании своих многолетних наблюдений за появлением плодовых тел напочвенных грибов сделал интересный вывод о том, что они связаны с определенными древесными породами, при этом грибы используют корневые выделения («соки корней») древесных растений.

Первая попытка объяснить с научной точки зрения симбиоз грибов с высшими растениями была предпринята Ф. М. Каменским. В работе, вышедшей в 1881 г., он описал грибные образования на корнях поддельника (*Monotropa hyppopitus* L.) и ряда хвойных древесных пород, а также высказал важное соображение о роли гриба как симбионта. Франк (Frank, 1885) описал грибные чехлы на корнях древесных растений, дал этим образованиям определение и название «микориза», а также указал на значение грибного симбионта в питании растений. В том же году русский ботаник М. С. Воронин (1885) обнаружил микоризы у ивы, березы, лещины; он отметил возможность получения высшими растениями воды и минеральных солей через посредство гриба-симбионта. Позднее Франком (Frank, 1888) были установлены две группы микориз — эктотрофная и эндотрофная. Такое деление микориз сохранило значение и в настоящее время.

В вопросе взаимоотношений симбионтов много дискуссионных моментов. Подробно существующие точки зрения изложены в работах Келли (Kelly, 1952), Н. В. Лобанова (1953, 1971), Н. М. Шемахановой (1962), В. И. Шубина (1973), М. В. Горленко (1976) и И. А. Селиванова (1981). С некоторым упрощением можно выделить два основных взгляда на данный вопрос.

1. Сожительство высшего растения с грибом явилось результатом нападения гриба как паразита и контроля за его развитием со стороны растения, выработкой защитных реакций. Здесь микосимбиотрофия рассматривается как заболевание растений, а взаимоотношения организмов — как мутуалистический паразитизм.

2. Сапротрофный гриб вступает в симбиоз с высшим растением из-за неспособности конкурировать с почвенными микроорганизмами за питательные вещества. Микосимбиотрофия рассматривается как частный случай ризосферных взаимоотношений гриба и растения, а их взаимоотношения — как мутуалистический симбиоз.

В обоих случаях общим является переход гриба от сапротрофии к паразитизму. Однако при мутуалистическом паразитизме сапротрофные свойства у микоризных грибов считаются почти утраченными и в основе лежит паразитизм гриба на растении. При мутуалистическом симбиозе паразитизм гриба рассматривается как стадия в период приспособления гриба, внедривше-

гося в клетки корня к растению-хозяину до момента, когда взаимоотношения становятся обоюдовыгодными. Гриб не теряет сапротрофных свойств, и в результате симбиоза с грибом растение приобретает черты гетеротрофии.

Из сказанного видно, что в процессе эволюции микосимбиотрофии сапротрофный гриб, приспосабливаясь к новым условиям, приобретает, хотя и в разной степени, свойства грибов-паразитов. Последнее необходимо ему для внедрения в ткани корня и углеводного питания за счет растения-хозяина. В то же время паразитизм гриба относительно и ограничен растением, что обеспечивает устойчивость совместного существования. Биология микоризного гриба изменяется в связи с приспособлением к жизни в новых условиях. Это послужило основанием для выделения грибов в отдельную экологическую группу.

Существуют различные точки зрения на оценку принадлежности видов макромицетов к симбиотрофам.

Так, по мнению Л. Г. Буровой (1986), микоризные грибы изменяют тип питания в зависимости от трофности почвы. При ограниченных возможностях поступления элементов питания в древесные растения они симбиотрофы, тогда как в оптимальных для питания древесных растений условиях — сапротрофы. Отсюда вывод — оценивать принадлежность вида к микоризным или сапротрофным грибам в зависимости от конкретных условий. В основе такого подхода лежит образование плодовых тел, механизм которого еще слабо изучен и, по-видимому, определяется многими факторами, а не только связью с древесными растениями. Например, по нашим наблюдениям, микоризы, образованные у сосны *Paxillus involutus*, можно встретить в спелых насаждениях, но обильное плодоношение происходит после рубки древостоя, и обязательно в присутствии оставшихся древесных растений. В этом случае плодоношение *P. involutus* стимулируется поступлением соединений азота при лизисе мицелия лесной подстилки (Шубин, 1973). Поэтому внесение азотных удобрений в березовых и сосновых насаждениях вызывает появление и даже доминирование *P. involutus* (Шубин и др., 1977а, 1977б).

Опыты с удобрениями показывают также, что обеспеченность древесных растений основными элементами питания в легкодоступной форме не подавляет микоризообразования. Активная часть корней и в этом случае представлена исключительно микоризами (Чумак, 1981а). Однако при этом происходит смена микоризных грибов и преимущество получают виды, свойственные мулловым почвам (Шубин и др., 1977б). Приведенные наблюдения не позволяют согласиться с утверждением о переходе симбиотрофов в сапротрофы и обратно в зависимости от обеспеченности элементами питания растения-симбионта. По-видимому, при изменении условий питания растения-симбионта и ослабления связей между ним и микоризным грибом последний усиливает сапротрофию. При этом может полностью прекратиться формирование карпофоров, т. е. не обеспечивается полный цикл развития микоризного гриба. С изменением экологической обстановки плодоношение восстанавливается. Такое временное прекращение плодоношения микоризных грибов часто происходит после применения азотсодержащих удобрений (см. гл. 6). Вне леса, без связи с древесными растениями, микоризные грибы, как правило, не плодоносят, хотя нелесные почвы таежной зоны могут содержать их споры и, возможно, вегетирующий мицелий.

Накапливаются факты о способности микоризных грибов образовывать плодовые тела на гнилой древесине (Шубин, 1973, 1980; Переведенцева, Степанова, 1979; Беглянова, 1982; Бурова, 1986). Если при этом сохраняется связь с партнером, то трофически гриб относится к микоризным, а экологически — к ксилотрофам (Бурова, 1986). Допускается образование микоризными грибами плодовых тел без связи с высшим растением, и в этом случае их относят к сапротрофам (Переведенцева, Степанова, 1979). Однако во всех рабо-

тах отсутствие трофических связей между симбионтами определялось визуально. Причем не всегда принимались во внимание насыщенность лесных почв мицелием микоризных грибов и возможность передвижения по гифам пластических веществ (Finlay, Read, 1986).

Если принять точку зрения мутуалистического симбиоза, то среди микоризных грибов должны встречаться различные уровни сапротрофии, отражающие эволюцию микосимбиотрофии. Из сказанного видно, что способность к сапротрофии не может являться качественным признаком для разделения макромицетов на симбиотрофы и сапротрофы.

Предлагаются и другие критерии для отличия микоризных грибов от сапротрофов и паразитов (образование индольных соединений, ростовых веществ типа ауксинов, отсутствие гидролитических ферментов или мочевины), но и они основаны на количественных, а не на качественных различиях.

С другой стороны, неоднородность микоризных грибов как симбионтов послужила основанием для деления их на факультативные и облигатные. Считается, что у факультативных микоризных грибов переход к микосимбиотрофии ослабил сапротрофные свойства, но в то же время они мало зависят от высших растений и могут плодоносить в их отсутствии. Такие грибы менее специализированы, обладают низкой активностью, мало содействуют росту растения и легко вытесняются облигатными микоризными грибами.

Из распространенных в лесах таежной зоны микоризных грибов к факультативным относят *Xerocomus subtomentosus* (Modess, 1941), *Laccaria laccata* (Singer, Moser, 1965; Нездоймино, 1970), *Inocybe fastigiata* (Нездоймино, 1970), *Thelephora terrestris* (Mikola, 1970), *Paxillus involutus* (Laiho, 1970).

Однако основной признак факультативности — способность к плодоношению в отсутствии высшего растения — не установлен по отношению к перечисленным видам. По этому признаку к факультативным микоризным грибам можно было бы, например, отнести *Lycoperdon perlatum*, но после того как его способность формировать эктотрофные микоризы в стерильных условиях, установленная Гёблом (Göbl, 1977), будет подтверждена наблюдениями в природе. Специализация по связям с древесными породами и конкурентоспособность видов колеблется значительно как у факультативных, так и у облигатных симбиотрофов. Широкими связями обладают не только факультативные, но и облигатные микоризные грибы. Так, Б. П. Васильков предложил разделять микоризные грибы на «верные», «менее верные» и «совсем неверные». В последнюю группу он включил факультативный симбиотроф *Paxillus involutus* и облигатный — *Amanita muscaria*. Высокую конкурентную способность проявляют факультативные симбиотрофы — *Laccaria laccata* и *Thelephora terrestris*, часто доминирующие в лесных питомниках и на возобновляющихся вырубках.

Из сказанного видно, что выделение факультативных микоризных грибов недостаточно обосновано. В значительной степени его значение относится и к другому делению лесных макромицетов, отражающему переход от сапротрофии к симбиотрофии (Meyer, 1963). Это следующие группы: а) чистые сапротрофы лесной подстилки; б) грибы, живущие преимущественно сапротрофно, но способные формировать микоризы; в) микоризные с широким кругом хозяев, неспособные плодоносить при сапротрофии; г) микоризные грибы с широким кругом хозяев, но образующие карпофоры только при симбиозе с высшим растением; д) микоризные грибы, связанные с небольшим кругом растений-хозяев. При таком делении вторую и третью группы составляют факультативные, а последние две — облигатные микоризные грибы.

По нашему мнению, большой интерес представляет развиваемое в последнее время деление симбиотрофов на грибы ранней и поздней стадии сукцессии. При этом делении большое внимание уделяется конкурентной способности грибов как симбионтов древесных растений. Так, грибы ранней стадии форми-

руют микоризы у сеянцев в нестерильной почве как из имеющегося в почве мицелия, так и из внесенного инокулюма. Грибы поздней стадии в этих условиях не формируют микоризу или обеспечивают слабое микоризообразование. В стерильной почве этих различий нет (Deacon et al., 1983). В естественных условиях грибы поздней стадии могут формировать микоризы у сеянцев только вблизи старых деревьев, имеющих микоризы с этими видами (Mason et al., 1984). Около таких деревьев микоризообразование грибами ранней стадии не происходит (Fleming, 1985). Микоризы, образованные грибами поздней стадии в стерильных условиях, после пересадки сеянцев в нестерильную почву обычно заменяются микоризами с участием грибов ранней стадии (Fleming, 1985). Грибы первой стадии называют еще грибами нарушенных сообществ.

К грибам ранней стадии относят *Thelephora terrestris*, *Paxillus involutus*, виды родов *Inocybe*, *Hebeloma*, *Laccaria* и класса *Gasteromycetes*. Считается, что споры и мицелий грибов ранней стадии обладают более высокой конкурентной способностью по отношению к другим почвенным микроорганизмам.

По-видимому, между грибами рассматриваемых стадий можно выделить и промежуточную группу, характерную для лесных опушек, формирующихся насаждений и т. п. В этих случаях в напочвенном покрове обычно преобладают не лесные растения со значительным участием злаков, т. е. встречающиеся здесь микоризные грибы могут конкурировать с нехарактерной для лесных почв микрофлорой. Среди таких грибов имеются и съедобные виды, например *Lactarius deliciosus*, *L. pubescens* и *Suillus luteus*.

В нашей стране изучение экологии микоризных грибов получило широчайший размах в 1949—1953 гг. в связи с полезащитным лесоразведением. При этом одновременно проводились исследования микрофлоры почвы, распространения в почве микоризных грибов, строения и физиологии микориз. Работы координировались постоянной микоризной комиссией. Такой характер исследований определялся необходимостью решения практических вопросов лесоразведения с учетом микосимбиотрофного питания древесных растений. Однако с установлением фактов спонтанного образования микориз и решающего значения для успешности лесопосадок высокой агротехники, обеспечивающей благоприятный водный режим в корнеобитаемом слое почвы, интерес к работам по микосимбиотрофии и микоризным грибам в нелесных районах резко ослаб.

В таежной зоне обеспеченность лесообразующих древесных пород микоризными грибами очевидна. Поэтому основной задачей исследований микоризных грибов являлось выявление видового состава и экологии микориз по лесорастительным условиям и в связи с лесоводственными мероприятиями.

По данным В. И. Шубина (1988), в таежной зоне европейской части СССР наибольшее число видов микоризных грибов (154) выявлено для сосны, несколько меньше (118) — для березы, еще меньше (94) — для ели и только 16 видов — для осины.

По числу связей (69 %) преобладают грибы, являющиеся симбионтами только одной древесной породы, а остальные имеют два и больше симбионта. Среди них 58 % видов связано только с хвойными, 20 % — только с лиственными и 32 % — как с хвойными, так и с лиственными древесными породами. Некоторые микоризные грибы — *Amanita muscaria*, *Laccaria laccata*, *Paxillus involutus* — связаны почти со всеми лесообразующими породами таежной зоны, а также с некоторыми интродуцентами.

Каково экологическое значение рассматриваемой связи с многими породами? Экспериментально доказана возможность передвижения глюкозы и сахарозы из хвои сосны в корневую систему, затем через микоризу в наружные гифы и обратно — из гиф в корни растения (Reid, Woods, 1969). Древесные растения различаются по составу, количеству углеводов, их динамике. По-видимому, при широких связях грибов более равномерно в течение вегетационного периода

обеспечивает свои потребности в углеводах и других веществах, чем при связи с одной древесной породой. Это должно способствовать развитию мицелия и освоению субстрата. В результате общий урожай микоризных грибов в смешанных насаждениях выше, чем в однопородных, произрастающих в сходных почвенно-климатических условиях. Плодоношение микоризных грибов, требовательных к содержанию в почве азота, может определяться связями с древесными породами азотонакопителями. Так, *Paxillus involutus* и *Lactarius necator* обычно отсутствуют или малочисленны в чистых березовых и сероольшаниковых насаждениях. Примесь ольхи серой к березе создает благоприятные условия для плодоношения этих грибов, поскольку серая ольха через фиксацию азота клубеньками выполняет роль «донора» для грибов-нитрофилов. Вполне вероятно прямое поступление азота из клубеньков в мицелий микоризных грибов при их тесном контакте, минуя почву. В этом отношении интересно наблюдение Лайхо (Laiho, 1970) концентрации микориз, образованных *Paxillus involutus* на корнях березы вблизи корней ольхи серой.

Можно предполагать, что отбор сочетаний гриб—дерево при микосимбиотрофии происходил исторически не только к отдельным древесным породам, но и к их экологической совместимости. Так, в таежной зоне сосна и береза одновременно растут во всех типах леса — от сухих песчаных до избыточно увлажненных торфяных почв. Эти две породы имеют наибольшее (57) число общих видов микоризных грибов. Отмеченное явление заслуживает внимания, так как поможет лучше понять связи симбионтов и особенности экологии микоризных грибов.

Для высших растений общие грибы-симбионты могут обеспечивать более быстрое перераспределение элементов питания. Такая возможность вытекает из установленного факта передвижения кальция и фосфора через почву из корней одного дерева в листья других деревьев, находящихся в радиусе до 7.5 м (Woods, Brock, 1964). Авторы пришли к выводу, что в передвижении элементов питания участвуют микоризные грибы, а срастанию корней принадлежит незначительная роль. Согласно другим исследованиям, грибы рода *Suillus* особенно активно осуществляют перенос продуктов ассимиляции между особями сосен разных ярусов, что имеет большое значение для выживаемости сеянцев, растущих в тени взрослых деревьев и в бедных трофических условиях (Finlay, Read, 1986).

Обмену веществ через микоризные грибы способствует высокая насыщенность корнеобитаемого слоя почвы гифами грибов. Так, в 40-летнем сосновом насаждении в 1 см³ почвы длина гифов в грубопесчаной почве достигает 40 м, а в мелкопесчаной — 120 м, или в пересчете на 5-сантиметровый слой почвы соответственно 2 и 6 тыс. км на каждый квадратный метр (Wirkamp, 1966). Под пологом насаждений с грубым гумусом мицелий микоризных грибов практически охватывает всю площадь.

Наибольшее разнообразие микоризных грибов характерно для грубогумусовых почв с относительно устойчивым режимом влажности и средних по торфистости. Максимальное число видов (193—217) встречается в черничных типах леса, значительно беднее (12—37 видов) состав микоризных грибов в типах леса на сухих и избыточно увлажненных почвах. То есть в экстремальных условиях происходит выпадение грибов-симбионтов. Отчасти оно обусловлено меньшим количеством древесных пород в составе насаждений, но и у одной породы при удалении от средних для роста насаждений условий состав микоризных грибов обедняется. В кислых и близких к ним типах леса наиболее высокая в почве активность бактерий, микроскопических грибов и беспозвоночных. Условия для развития мицелия макромицетов неблагоприятные, что хорошо заметно при визуальной оценке его обилия. Состав и урожай сапротрофов и особенно симбиотрофов в этих типах леса ниже, чем в черничных (Ахремович, 1952; Mikola, Laiho, 1962; Шубин, 1973).

Понимание особенностей экологии микоризных грибов, их сукцессий в процессе развития насаждений и разработка мероприятий по рациональному использованию съедобных микоризных грибов во многом зависят от уровня знаний по образованию и функционированию микориз, о взаимоотношениях микоризных грибов с микрофлорой почвы и о значении микосимбиотрофии для древесных растений и лесных биогеоценозов. Поэтому коротко рассмотрим состояние изученности этих вопросов.

Следует указать на отсутствие специальных исследований, посвященных системе микоризные грибы—микрофлора почвы—растения—лесные биогеоценозы, многие звенья которой еще слабо изучены. Имеющиеся в литературе сведения затрагивают только отдельные стороны данного вопроса и часто имеют косвенное отношение, но их обобщение позволит показать сложность возникающих задач и наметить пути дальнейших исследований.

Древесные растения привлекают микоризные грибы, стимулируют прорастание спор и развитие мицелия через корневые выделения, содержащие неустоленные активные вещества (М-фактор). Предполагается, что проникновение микоризных грибов в корень происходит так же, как и патогенных. Образование пектинразрушающих ферментов обнаружено у *Suillus luteus*, но их синтез ограничивался глюкозой (Giltrap, Lewis, 1982). Авторами высказано предположение, что механизм ограничения распространения грибов в корнях основан на подавлении глюкозой образования пектинразрушающих ферментов.

Общим для эктомикориз древесных растений является наличие на поверхности сосущего окончания грибного чехла, от которого внутрь корешка отходят гифы, окружающие клетки коровой паренхимы (сеть Гартига). Поверхность грибного чехла может быть гладкой, или же от него в почву отходят гифы различной длины, нередко соединяющиеся в шнуры, т. е. связь микоризы с почвой чрезвычайно изменчива. Все больше накапливается сведений, что эктомикоризы и микоризные грибы древесных растений различаются по морфолого-анатомическому строению, функционированию (физиологии), отношению к экологическим факторам и, как следствие, по полезности для высшего растения в конкретных условиях.

Мицелиальные чехлы эктомикориз древесных растений изолируют корень от почвы и являются своеобразным «биологическим фильтром» для поступающих в растения и выделяемых им веществ, что отражается на микрофлоре ризосферной, прикорневой и корневой. Так, согласно исследованиям Фонтана и Лулли (Fontana, Luppi, 1966), грибные популяции на поверхности микориз отличаются от таковых на поверхности немикоризных окончаний. При этом отмечена специфичность микрофлоры у разных типов микориз. Доминик и Майхровиц (Dominik, Majchrowicz, 1967) выделили с поверхности бугорчатой микоризы сеянцев *Pseudotsuga taxifolia* 23 вида грибов. По их мнению, наружный слой мицелиального чехла бугорчатой микоризы является синузией почвенной микрофлоры и образует постепенную связь эктотрофной микоризы, микоризосферы и почвенной ризосферной микрофлоры. Освалд и Ферхау (Oswald, Ferchau, 1968), изучая бактериальные ассоциации микориз хвойных деревьев, обнаружили, что из 51 выделенного вида бактерий 22 были связаны только с микоризами, 7 — с немикоризными окончаниями корней и 22 — с теми и другими. Бактерии хорошо росли на средах с глюкозой, что указывает на их способность конкурировать с микоризными грибами в использовании углеводов. Исследования Рамбелли (Rambelli, 1973) также показали, что эктомикоризам древесных растений свойственна специфическая микоризосфера из почвенных микроорганизмов.

Рамбелли (Rambelli, 1970) выделил из ризосферы корней сосны и микоризного чехла бактерии, обладающие способностью фиксировать азот атмосферы. Активность бактерий возрастала под влиянием метаболитов *Suillus luteus*. Ричардс (Richards, 1973) обнаружил, что в ризосфере хвойных пород имеются

аэробные и анаэробные микроорганизмы, способные фиксировать азот атмосферы. Приведенные данные указывают на возможность косвенного участия микориз в фиксации азота через взаимоотношения с микрофлорой ризосферы.

В свою очередь около отходящих от микоризного чехла гиф формируется специфическая среда, обуславливающая развитие определенных микроорганизмов. Эти группировки микроорганизмов предложено назвать гифосферой. Состав гифосферы определяется взаимным обменом веществ, приспособленностью к особенностям роста и форме гиф «хозяина». Наличие бактерий на гифах микроскопических грибов подзолистых почв отмечено в работе Т. В. Аристовской (1965). По-видимому, микрофлора гифосферы свойственна и мицелию микоризных грибов (свободноживущему и в симбиозе с растением). Возможно, что в ее состав входят симбиотические виды. О существовании таких связей свидетельствуют плохой рост многих микоризных грибов в чистой культуре, трудность освобождения культур микоризных грибов от сопутствующих микроорганизмов. Микрофлора гифосферы микоризных грибов совершенно не исследована.

Изучение микроорганизмов микоризосферы и гифосферы важно и для практических целей. В частности, оно необходимо для повышения эффективности искусственной микоризации, а также создания комплекса микроорганизмов из представителей различных физиологических групп. Так, внесение ризосферных бактерий при синтезе микориз *Pisolithus tinctorius* усилило поглощение сосной карибской фосфора из нерастворимых фосфатов (Chakly, Berthelin, 1982).

Установлено, что микоризные грибы через микоризу благоприятствуют росту древесных растений, способствуя разложению органических и минеральных соединений, облегчая поглощение воды, макро- и микроэлементов, предохраняют корни от патогенных микроорганизмов, повышают устойчивость растений к загрязнению почвы промышленными отходами и пестицидами. По сравнению с корневыми волосками гифы обладают более высоким осмотическим давлением, и поэтому микориза обеспечивает преимущества древесным растениям при росте на сухих и засоленных почвах, а благодаря меньшему диаметру могут проникать в мельчайшие поры почвы и через это полнее использовать питательные вещества. Для большинства почв таежной зоны важное значение имеет способность микоризных грибов улавливать и накапливать элементы питания из слабых почвенных растворов.

При формировании эктомикоризы корневые окончания изолируются от почвы и передвижение веществ происходит через мицелиальный чехол. Выделяют два основных пути передвижения веществ. Первый — вещества поглощаются внешними гифами и транспортируются в чехол, из которого затем переходят в ткани растения. При этом фосфаты накапливаются в виде орто- и полифосфатов, а азот — в виде аминокислот (глутамин). Второй путь включает диффузию веществ из почвенного раствора через межклетники чехла за счет разницы в их концентрации. В том и другом случае микоризы выполняют роль органов, в которых создается запас веществ, используемых растением в трудные периоды.

Вопрос о переваривании растением внутриклеточных гифов (фагоцитоз) подробно исследован для эндотрофных микориз. Экотрофные микоризы древесных растений в этом отношении изучены слабо. По-видимому, этот процесс не имеет существенного значения в общем балансе питания древесных растений. Зато микоризам отводится большая роль в обогащении почвы вблизи корней. Так, С. А. Самцевич (1955) считал, что полезная роль микориз древесных растений заключается в ускорении кругооборота элементов питания (прежде всего азота и углерода) и повышении плодородия почвы под лесом за счет быстрой минерализации микоризных окончаний. По его мнению, «раз-

ложение безмикоризных сосущих корешков менее полезно для своего хозяина — дерева, чем разложение микоризы» (1955, с. 165).

Последующими исследованиями была подтверждена активная роль микориз в почвенном питании растений. В то же время и высказывания С. А. Самцевича о значении микориз в повышении плодородия почвы получили дальнейшее развитие. Например, в насаждениях лжетсуги возврат азота, фосфора и калия в почву микоризными окончаниями составляет 83—87 % от общего возврата дерева, и в 4—5 раз больше, чем корнями (Fogel, Hunt, 1983). С уменьшением производительности насаждения лжетсуги увеличивается поступление в почву отмирающих микоризных окончаний (Vogt et al., 1983). Таким усиленным «микоризопадом» насаждение поддерживает повышенный уровень содержания элементов питания в ризосфере. Причем, по исследованиям Нилунда (Nylund, 1981), микоризные грибы могут развиваться как сапротрофы и даже как паразиты на стареющих частях корней.

В свою очередь растение обеспечивает микоризный гриб углеводами, ростовыми веществами (особенно витамином В₁), углекислым газом и, при дефиците, кислородом.

Интенсивное формирование микориз нередко сопровождается ухудшением роста сеянцев древесных растений (Fassi et al., 1972; Шубин, 1973; Delmas, Poiton, 1979). Исследования зависимостей между биомассой гриба и ростом корней с эндомикоризой показали, что максимум развития гриба в клетках корня совпадал во времени с окончанием периода угнетения роста корней (Bethlenfalvay et al., 1982). Эти наблюдения указывают на то, что при усиленном развитии гриб использует значительное количество веществ хозяина и конкурирует с ним за элементы питания, т. е. проявляет себя как паразит.

В дальнейшем устанавливается определенное равновесие между организмами, которые синтезируют физиологически активные вещества, стимулирующими или ингибирующими развитие друг друга. Например, лучший рост сеянцев *Pinus pinea*, зараженных *Laccaria laccata*, по сравнению с сеянцами, микориза которых сформирована *Hebeloma crustuliniforme*, объясняют тем, что мицелиальная культура *Laccaria laccata* синтезирует большее количество ауксинов при отсутствии ростовых ингибиторов, тогда как *Hebeloma crustuliniforme* — больше ингибиторов, чем ауксинов (Branzanti et al., 1985).

Микоризу и микоризные грибы рассматривают как неотъемлемую часть целостной экологической системы леса. Микосимбиотрофия обеспечивает внутри- и межвидовые связи растений различных ярусов лесных фитоценозов, что установлено изотопным методом для микориз древесных растений (Woods, Brock, 1964), а также кустарничковых (Pearson, Read, 1973) и травянистых (Chiariello et al., 1982; Whittingham, Read, 1982). При этом отмечено отсутствие избирательности по переносу меченого фосфора со стороны растения-донора и растения-акцептора независимо от их видовой принадлежности и размеров. Предполагают, что взаимосвязи через гифы микоризных грибов определяют перенос минеральных элементов. Преимущество получают микоризные грибы, связанные с растениями, образующими наибольшее количество корневых выделений. В лесных биогеоценозах к таким растениям относятся виды, слагающие первый ярус древостоя. Поэтому, например, общие для сосны и толокнянки обыкновенной микоризные грибы не вступают в симбиоз с последней в присутствии сосны (Danielson, 1984).

Непосредственное отношение к рассматриваемому вопросу имеют особенности конкуренции корневых систем за воду и элементы питания, которые у микосимбиотрофных растений осуществляются через микоризные грибы. Однако в литературе сведений о конкуренции подземных органов растений с позиции микосимбиотрофии нами не встречено.

Распространение микоризных и в меньшей степени сапротрофных грибов в лесных биогеоценозах будет определяться породным составом насаждений

и плодородием почвы, т. е. типами леса. В большинстве работ плодоношение макромицетов в таежной зоне изучается по типам лесов, что позволяет использовать лесоустроительные материалы для экстраполяции данных на изучаемые районы (Козьяков, 1984). Следует отметить, что для таежной зоны накоплены обширные материалы по характеристике лесорастительных условий основных типов леса в зависимости от возраста и густоты (сомкнутости) насаждений. Исследования выполнены в разных подзонах тайги, что позволило рассматривать эти вопросы с учетом почвенно-климатических особенностей типов леса. Большое внимание уделялось изучению изменений лесорастительной среды после сплошных вырубок. Учение о типах вырубок, как стадии в развитии лесных фитоценозов, разработано И. С. Мелеховым (1959) по исследованиям на европейском Севере. При этом проведены разносторонние экспедиционные и стационарные исследования по изучению развития растений напочвенного покрова, их влияния на физико-химические и биологические свойства почвы и на успешность лесовосстановления.

Одним из важных экологических факторов в лесах таежной зоны, определяющих их состав и развитие, являются пожары. Большинство сосняков Севера в течение своей жизни по 2—3 раза подвергались воздействию огня, а наиболее производительные сосняки сформировались благодаря пожарам, которые обеспечили сосне господство на плодородных почвах (Неволин, 1969). Значение огня отражено в типологии вырубок, так как пожары изменяют свойства почвы и влияют на развитие живого напочвенного покрова и успешность лесовосстановления.

С другой стороны, достигнутый уровень исследований природы лесов таежной зоны слабо используется при изучении экологии макромицетов. Причина этого, как отмечает Л. Г. Бурова (1986), в том, что микологические исследования в основном сводятся к изучению особенностей плодоношения по объектам и их фенологии. Однако в формировании видового состава и урожая макромицетов отражаются изменения их плодоношения в течение сезона, годичные и сукцессионные. Поскольку все эти процессы происходят одновременно, то выявление причинных связей чрезвычайно усложнено. Для преодоления этого затруднения необходима организация длительных стационарных наблюдений с привлечением сведений по распространению почвенного мицелия, особенностям микоризообразования и микориз, микрофлоре почвы. Другими словами, в исследованиях экологии макромицетов необходим структурно-функциональный подход, основанный на изучении их пространственно-временного размещения, приспособлений к условиям среды, взаимодействия между растениями и микоризными грибами, микоризными грибами и другими почвенными организмами, значения микоризных грибов в совокупности с абиотическими процессами в малом кругообороте веществ и в плодородии почвы.

Леса таежной зоны испытывают постоянный дефицит азота. Поэтому не случаен повышенный интерес лесоводов к увеличению производительности древостоев внесением удобрений. Эти работы привлекли внимание микологов. Выявлено как положительное, так и отрицательное влияние удобрений на состав и урожай макромицетов, что определяется видами и соотношениями применяемых удобрений, а также дозами, сроками и интенсивностью их внесения. Действие удобрений специфично по типам леса и зависит от почвенно-климатических условий. Во многих случаях внесение азота снижало урожай макромицетов и ухудшало качественный состав съедобных грибов. Отмечено усиление плодоношения в удобренных лесах *Lactarius rufus*, *Paxillus involutus* и ухудшение — *Boletus edulis*. Почти все наблюдения за влиянием удобрений на плодоношение макромицетов выполнены в течение короткого (до 5 лет) периода, что не позволило выявить последствие удобрений.

Непосредственное отношение к влиянию удобрений на плодоношение макромицетов имеют исследования микоризообразования у древесных растений. Осо-

бенно большое внимание начиная с 50-х годов уделяется изучению влияния удобрений на микоризообразование при выращивании сеянцев древесных растений. В настоящее время эти работы расширяются в связи с выращиванием сеянцев в теплицах на различных субстратах. При этом нередко одновременно применяется инокуляция растений микоризными грибами. Результаты этих исследований не однозначны, однако во многих работах сделаны выводы о необходимости снижения доз азотных удобрений из-за опасности ослабления у сеянцев микоризообразования.

Меньше работ посвящено изучению влияния удобрений на микоризообразование у древесных растений в лесных фитоценозах (Loub, 1963; Linnemann, 1964; Ritter, Tölle, 1978; Чумак, 1981a). Все исследователи обнаружили более интенсивное микоризообразование на удобренных делянках по сравнению с неудобренными. Эти материалы противоречат утверждению, что удобрения могут полностью подавить микоризообразование, которое является следствием ограниченного обеспечения растений азотом и фосфором. Особенно интересны результаты исследований Н. Ф. Чумак, согласно которым после ежегодного в течение 12 лет внесения удобрений в сосняке брусничном активная часть корней сосны была представлена исключительно микоризами.

Следует продолжить исследования влияния удобрений на плодоношение макромицетов. Однако, по нашему мнению, при этом желательно больше внимания уделять индивидуальной реакции макромицетов на азотные удобрения. Такие материалы помогут лучше понять экологию вида и могут быть использованы при научном обосновании и оценке лесоводственных мероприятий.

Последние, как правило, направлены на ослабление дефицита азота в почве через подбор лесобразующих пород, ускорение кругооборота азота в почве, ослабление конкуренции за элементы питания древесных растений как между собой, так и с напочвенным покровом.

Другой важный вопрос, на который следует обратить особое внимание при изучении экологии макромицетов, — это значение для их развития живого напочвенного покрова. В таежной зоне растения живого напочвенного покрова выполняют роль индикатора лесорастительных условий и их изменений и в свою очередь влияют на плодородие почвы, и особенно кругооборот азота и калия, а также на темпы лесовосстановления и формирование лесных фитоценозов. Поэтому распространение макромицетов в зависимости от особенностей живого напочвенного покрова следует рассматривать как с точки зрения их сходства в требованиях к экологическим факторам, так и приспособленности к совместному обитанию через механизмы взаимодействия.

Усиливающееся посещение лесов населением сопровождается нарушением естественного сложения лесной подстилки, уплотнением верхнего слоя почвы, что изменяет комплексы макромицетов (Бурова, Трапидо, 1975) и микромицетов (Марфенина, Макарова, 1984). При этом выпадают в первую очередь редко встречающиеся грибы, а получают доминирование виды, способные развиваться при повышенной плотности почвы. По наблюдениям Л. Г. Буровой и И. Л. Трапидо (1975), к ним относятся *Cantharellus cibarius*, *Russula delica*, *R. foetens*, плодовые тела которых встречаются в рекреационных березняках даже на пешеходных тропинках.

Большое отрицательное влияние на состояние лесных экосистем оказывает загрязнение воздуха и почвы промышленными отходами. Особенно серьезные опасения вызывают усиливающиеся повреждения хвойных лесов кислыми дождями (с высоким содержанием SO_2). Многие микологи Западной Европы и Скандинавских стран отмечают обеднение видового состава макромицетов. Наиболее детально этот вопрос изучался в Нидерландах, где установлено исчезновение 15 видов микоризных грибов, симбионтов хвойных древесных пород (Arnolds, 1987). На территории таежной зоны такие исследования

не проводились. Однако Охеноя (Ohenoja, 1988) указывает на существование угрозы для макромицетов Финляндии. Поэтому как в нашей стране (Соломахи́на, 1984; Зерова, 1987), так и за рубежом (Permorahuisen, Schaffera, 1987) важность охраны и рационального использования макромицетов все больше связывают с необходимостью сохранения разнообразия грибов-симбиотрофов для предотвращения ухудшения состояния лесов.

В таежной зоне европейской части СССР преобладают хвойные леса, которые по продуктивности биомассы, экологическому и энергетическому потенциалу значительно превосходят лиственные. Однако хвойные леса более подвержены отрицательному влиянию рекреации и загрязнению промышленными отходами. При этом чем севернее расположены лесные экосистемы, тем они менее устойчивы к неблагоприятным изменениям окружающей среды, и больше требуется времени и средств для восстановления их до нормального состояния.

Микоризные грибы обладают разной устойчивостью к стрессовым условиям. Поэтому проводятся исследования по их использованию для повышения сопротивляемости, оздоровления и успешного восстановления лесов в промышленных районах. Получены положительные результаты по улучшению состояния ельников в условиях загрязнения среды промышленными отходами путем микоризации *Pisolithus tinctorius* и *Scleroderma aurantium* (Wüstenhöfer, 1987). Предложена программа исследований по использованию микоризных грибов при выращивании сеянцев древесных пород, предназначенных для облесения загрязненных промышленными отходами районов Чехословакии (Mejstrik, Cudlin, 1987). По-видимому, с углублением наших знаний по биологии и экологии микоризных грибов и микосимбиотрофии, а также с увеличением технических возможностей масштабы использования микоризных грибов для повышения эффективности лесовосстановления и лесовыращивания будут возрастать. Естественно, что при этом микосимбиотрофия древесных пород не является панацеей, а должна рассматриваться как вспомогательное средство.

Одной из задач микологии в лесоведении является обоснование путей и разработка приемов использования микосимбиотрофии растений при лесовыращивании. На первом этапе желательно провести оценку основных лесоводственных мероприятий по их влиянию на состав и урожаи макромицетов.

Большинство съедобных макромицетов и все ценные виды являются микоризообразователями древесных пород. Для значительной части жителей таежной зоны грибы издавна были продуктом питания. В настоящее время сбор грибов относится к наиболее массовым увлечениям населения, причем число сборщиков растет из-за тяги жителей городов к активному отдыху на природе. Одновременно поднимается вопрос о более полном использовании урожая грибов через увеличение промышленных заготовок. Можно отметить, что в связи с уменьшением физических нагрузок значение грибов как низкокалорийных, богатых витаминами и физиологически активными веществами продуктов в питании человека возрастает.

В настоящее время используется не более 10 % доступного урожая основных съедобных грибов таежной зоны. Поэтому первоочередной задачей является рациональное использование запасов грибов, решение которой осуществляется следующими путями:

- 1) улучшение организации заготовки и переработки грибов;
- 2) расширение ассортимента заготавливаемых грибов;
- 3) строительство лесных дорог для равномерного освоения грибных угодий.

Необходимо дальнейшее изучение экологии макромицетов, их урожаев и сроков плодоношения для более успешного решения этой задачи.

Глава 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Леса европейского Севера расположены в трех подзонах тайги. В северную подзону тайги входят леса Мурманской области и большая часть лесов Карельской и Коми АССР, а также леса северных районов Архангельской области; в среднюю подзону тайги — леса Архангельской и Вологодской областей, Карельской АССР и Коми АССР; в южную подзону тайги — в основном леса Вологодской области и часть лесов Коми АССР.

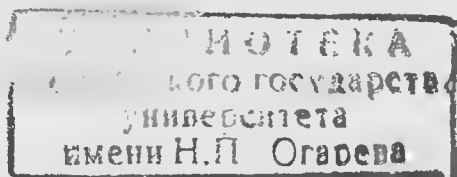
Рассматриваемая территория довольно неоднородна и в геолого-почвенном отношении. Ее западная часть — Карельская АССР и Мурманская область — представлена преимущественно Балтийским кристаллическим щитом, сложенным древними архейскими и протерозойскими породами (гранитами, гнейсами, кварцитами и др.). Для значительной части этой территории характерен сильно пересеченный рельеф. Коренные породы часто выходят на поверхность, но в основном перекрыты моренными отложениями различной мощности. В результате деятельности ледниковых вод возникли разнообразные формы рельефа (озы, камы, волнистые песчаные равнины и т. п.).

Основная почвообразующая порода — морена, песчаная или супесчаная, реже суглинистая. На кислой и бедной морене легкого механического состава формируются железистые и гумусово-железистые подзолы, а в условиях повышенного увлажнения — торфянистые и торфяные подзолы; на суглинистой морене — сильно- и среднеподзолистые и торфяно-подзолистые глеевые почвы. По скальным обнажениям развиваются примитивные скелетные подзолы. Водно- и озерно-ледниковые отложения представлены завалуненными перемытыми песками, на которых преобладают маломощные подзолы. На ленточных глинах и суглинках озерных равнин развиваются сильно- и среднеподзолистые, а также торфяно-подзолистые глееватые почвы.

Второй по распространению после морены почвообразующей основой является торф. Для безлесных болот характерны торфяные почвы переходных и верховых типов; для лесных — торфяные почвы низинного и переходного типов.

Восточная и юго-восточная территории Карельской АССР, примыкающие к Архангельской, Вологодской и Ленинградской областям, также несут черты ледниковых отложений, однако рельеф здесь более равнинный; коренные породы обычно выходят на поверхность по берегам рек и оврагов, а также на водоразделах. В местах выхода или приближения к поверхности коренных карбонатных пород формируются плодородные почвы. На таких почвах встречаются лиственничные леса.

Среди почвообразующих пород наиболее распространены ледниковые, водно-ледниковые, озерно-ледниковые и речные отложения. Часто встречаются почвы на двучленных наносах. Верхний слой их представлен песком или супесью, ниже залегает слой из суглинков или глины. Разный механический состав верхнего и нижнего слоев является причиной своеобразных физических свойств почв на двучленных наносах: весной и осенью, а также летом в дождливые периоды такие почвы переувлажняются, тогда как при длительном отсут-



ствии дождей летом они пересыхают. По сравнению с западной частью европейского Севера на рассматриваемой территории значительный удельный вес имеют почвы, более тяжелые по механическому составу, но богатые элементами питания.

Главными лесообразующими породами таежных лесов европейского Севера СССР являются ель (*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb.), сосна (*Pinus sylvestris* L.), лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.), береза (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), осина (*Populus tremula* L.), ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), а в восточной части — пихта (*Abies sibirica* Ledeb.) и кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour).

Все они имеют эктомикоризы, причем, согласно классификации Н. В. Лобанова (1953), относятся к микосимбиотрофным в сильной степени. Однако каждая древесная порода специфична по количеству и составу связанных с нею микоризных грибов. В настоящее время объектами лесного хозяйства являются сосняки и ельники, на восстановление которых обращены основные усилия лесоводов. Лиственные лесообразующие породы, а также древесные и кустарниковые растения второго яруса и подлеска пока используются слабо, но они оказывают большое влияние на видовой состав и плодоношение макромицетов. Поэтому древесные и кустарниковые растения таежной зоны целесообразно рассматривать с позиции их микосимбиотрофии, а также хозяйственной ценности исходя из перспектив развития лесного хозяйства таежной зоны.

Picea obovata Ledeb., *P. abies* (L.) Karst. — **Ель сибирская, Е. европейская.** Имеют эктотрофные микоризы, у всходов обычны длинные и густые корневые волоски. Отмечена связь с 93 видами грибов, в том числе с известными съедобными — *Boletus edulis*, *Lactarius deterrimus*, *L. rufus*, *L. scrobiculatus*, *Leccinum testaceoscabrum* (Шубин, 1988). По мнению А. Я. Гордягина (1922), приспособленность к микосимбиотрофии является особенностью ельников европейского Севера. Исследования А. С. Рожкова (1904), М. Е. Ткаченко (1911) и других показали, что в условиях избыточного увлажнения еловый самосев размещался главным образом на валежных стволах. В. И. Шубиным (1957) установлено, что для успешного роста ели на гнилой древесине обязателен переход к микосимбиотрофии. Позднее этот вывод был подтвержден другими исследователями (Нечаев, 1975; Froidevaux, 1975). У ели такой переход осуществляется легче, чем у сосны. По-видимому, одной из причин этого является способность всходов ели формировать обильные корневые волоски, с помощью которых она активнее накапливает пластические вещества, необходимые для грибов-симбионтов. М. Е. Ткаченко (1911), изучая леса европейского Севера, пришел к выводу, что ель лучше, чем сосна, возобновляется на ненарушенной подстилке. Большая способность ели к использованию лесной подстилки по сравнению с сосной подтверждается данными Микола с соавторами (Mikola et al., 1966), согласно которым в сосновых насаждениях с подростом ели у сосны в подстилке сосредоточено 42 % микориз, а 58 % — в минеральном слое; у ели эти показатели составили соответственно 84 и 16 %.

Pinus sylvestris L. — **Сосна обыкновенная.** Связана с 154 видами симбиотрофов, среди которых много известных съедобных грибов, в том числе макромицеты первой категории ценности — *Boletus edulis* и *Lactarius deliciosus* (Шубин, 1988). Сосняки характеризуются широким спектром почв, от бедных сухих песчаных до верховых болот, и во всех условиях им присущ значительный набор микоризных грибов. Сосновые леса имеют большое водоохранное и почвозащитное значение.

P. sibirica Du Tour — **С. сибирская (кедровая), или Кедр сибирский.** Растение микосимбиотрофное в сильной степени (Лобанов, 1953; Селиванов, 1981). Установлена связь с 12 видами грибов, среди которых нет общеизвестных съедобных (Шубин, 1988). По-видимому, микоризообразователями у кедра могут быть многие виды, связанные с сосной обыкновенной, так как древесные

растения, относящиеся к одному роду, близки по составу грибов-симбионтов. Западная граница ареала кедра проходит в верховьях р. Вычегды, где он сохранился местами. Кедровые леса произрастают в юго-восточных приуральских районах Коми АССР. Они занимают как богатые, так и очень бедные каменистые и заболоченные почвы. В Карельской АССР и Мурманской области периодически создавали культуры кедра на вырубках. Грибов-симбионтов, свойственных только кедру, нами не встречено.

Larix sibirica Ledeb. (*L. sukaczewii* Dyl.) — **Лиственница сибирская**. Связана с 8 видами грибов, в том числе с *Leccinum testaceoscabrum* (Шубин, 1988). В Карельской АССР лиственница встречается в Пудожском районе, где проходит западная граница ее ареала. В таежной зоне она растет преимущественно на карбонатных почвах. Лиственница обладает более быстрым ростом, чем сосна и ель. Наиболее старые искусственные насаждения лиственницы имеются на о-ве Валаам, возраст их более 90 лет. Культуры лиственницы встречаются во многих районах Карельской АССР и Мурманской области. Как правило, разведение лиственницы за пределами естественного ареала вызывает появление в первые 10 лет связанного только с нею *Suillus grevillei*. Второй типичный симбионт лиственницы — *Boletinus paluster* — начинает плодоносить в насаждениях старше 20 лет (Шубин, 1973). Лиственница — единственная из хвойных лесообразующих и почвоулучшающих пород. Положительная роль ее в обогащении почвы азотом проявляется даже в условиях Заполярья. Нами отмечено появление *Paxillus involutus* в культурах лиственницы II класса возраста, тогда как в расположенных рядом культурах сосны того же возраста карпофоры отсутствовали.

Лиственница наиболее перспективная порода для создания промышленных насаждений, а также использования в зеленых зонах, городах и населенных пунктах.

Abies sibirica Ledeb. — **Пихта сибирская**. По литературным данным, может вступать в симбиотические связи со следующими видами съедобных грибов: *Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius*, *Gomphidius glutinosus*, *Lactarius deliciosus*, *Russula delica*, *R. emetica*, *Suillus granulatus*, *S. luteus*, *Tricholoma flavovirens* и *Xerocomus badius* (Шубин, 1988). Западная граница ареала пихты проходит в восточной части Вологодской области. Очень декоративная порода, но плохо переносит задымление и загрязнение воздуха. Часто встречается в виде аллей и отдельных групп в населенных пунктах. Наиболее старые аллеи созданы на о-ве Валаам. Желательно использование в зеленых зонах.

Betula pendula Roth, **B. pubescens** Ehrh. — **Береза повислая, Б. пушистая**. Связаны со 118 видами грибов, в том числе со многими съедобными, включая грибы первой категории ценности — *Boletus edulis* и *Lactarius resimus* (Шубин, 1988). Чистые березняки и хвойно-лиственные леса с участием березы — наиболее ценные грибные угодья таежной зоны. Микосимбиотрофия имеет большое значение в возобновлении и успешном росте березы. Самосев березы, так же как и ели, обычен на пнях и валежных стволах, а корни взрослых берез используют гниющую древесину не только пней и валежа, но даже и сердцевину собственных стволов, пораженную грибами.

Обычно береза произрастает совместно с другими породами. Чистые березняки чаще формируются на паловых вырубках из-под черничных типов леса, а также на заброшенных сельхозугодьях.

Alnus incana (L.) Moench — **Ольха серая, или белая**. Имеет на корнях клубеньки, образованные фиксирующими свободный азот актиномицетами рода *Frankia*. Одни и те же штаммы могут вступать в симбиоз с разными видами ольхи (Jabin et al., 1985). Выделяют штаммы, способные образовывать спорангии и не обладающие этим свойством. Для инокуляции семян клубеньков со спорообразующим штаммом нужно в 1000 раз меньше, чем клубеньков с актиномицетами, не образующими спор (Houwens, Akkerman, 1981). Одновре-

менно с клубеньками у ольхи формируются эктомикоризы (Лобанов, 1953; Сычева, 1964). По обилию эктомикориз она отнесена к слабомикотрофным породам (Лобанов, 1953; Veselinovic, Peno, 1973). Однако установлено, что даже при небольшом количестве микориз резко увеличивается поступление фосфора, а при формировании микориз на 60 % корневых окончаний скорость поглощения фосфора возрастает в 5 раз (Mejstrik, Benecke, 1969). У ольхи серой обнаружены также и эндомикоризы (Rose, 1980). Сочетание у одной древесной породы азотфиксирующих клубеньков с эндо- и эктомикоризами представляет необычайно эффективную приспособленность растения к дефициту в почве доступного азота и фосфора.

Указывается на специфичность ольхи к симбиозу с микоризными грибами даже слабо специализированными, а также на различия в составе симбионтов между видами ольхи (Godbout, Fortin, 1983). Следует обратить внимание на положительный результат по синтезу микоризы у *Alnus cordata* видами рода *Tuber*; это открывает возможности в создании трюфелевых плантаций при облесении ольхой бедных и деградированных почв (Gregori, Tosci, 1985). В таежной зоне с ольхой серой связаны 4 вида микоризных грибов, среди которых нет общеизвестных съедобных (Шубин, 1988). Поэтому ольшаники не представляют интереса как грибные уголья. В то же время примесь ольхи в березняках или смешанных с березой лесах стимулирует плодоношение таких симбионтов березы, как *Lactarius flexuosus*, *L. resimus*, *L. necator* и *L. torminosus*. Положительное влияние ольхи серой на плодоношение указанных видов грибов объясняется обогащением почвы элементами питания, особенно азотом. Сохранение ольхи серой на возобновляющихся вырубках, а также введение ее в состав создаваемых насаждений будет косвенно способствовать увеличению запасов ценных съедобных микоризных грибов.

Populus tremula L. — Осина. Растение микотрофное в слабой степени (Лобанов, 1953). Исследования З. Ф. Сычевой (1964), проведенные в Карельской АССР, показали, что у осины обычно эктомикоризы. Отмечена связь с 16 видами микоризных грибов, в том числе со съедобными — *Lactarius controversus*, *L. vellereus*, *Leccinum aurantiacum*, *L. percanthidum* и *Russula delica* (Шубин, 1988). Более бедный состав микоризных грибов у осины по сравнению с рассмотренными ранее породами отчасти объясняется меньшим вниманием к изучению ее симбионтов. По данным Л. Г. Буровой (1986), также в чистых осинниках Подмоскovie в среднем встречается только 10—15 видов макромицетов (включая сапротрофы). Чистые осинники не являются ценными грибными угольями. Возможно, это связано с тем, что во взрослых осиновых насаждениях образуется грубая плотная лесная подстилка, вследствие чего осину относят к почвоухудшающим древесным породам. Примесь осины к другим породам не оказывает отрицательного влияния на почву; вероятно, она даже будет способствовать плодоношению макромицетов. Так, установлено, что 20 %-ный экстракт из листьев осины при введении в питательную среду ингибировал рост мицелия микоризных грибов, тогда как 5 %-ный экстракт оказал стимулирующее влияние. Увеличение концентрации экстракта с 5 до 20 % стимулировало развитие сапротрофных и паразитных грибов, включая некоторые виды базидиомицетов (Olsen et al., 1971).

Осина — вторая после березы по распространению в лесах таежной зоны лесообразующая лиственная порода. Чаще встречается в зеленомошной группе типов леса. Быстрорастущая, недолговечная, хорошо возобновляется корневыми отпрысками, особенно на вырубках летней заготовки, чему способствует сильное поранение поверхности почвы.

Quercus robur L. — Дуб летний, или черешчатый. Относится к растениям микотрофным в сильной степени (Лобанов, 1953). В искусственных насаждениях средней подзоны тайги установлены связи с 13 видами грибов, в том числе с *Suillus luteus* и *Xerocomus subtomentosus* (Шубин, 1988). Кроме того, 59 видов,

встречающихся в таежной зоне, по литературным данным, также могут являться микоризообразователями дуба. Северная граница ареала проходит в южной подзоне тайги. На территории Карельской АССР дуб встречается в городских парках. Наиболее старые посадки дуба на о-ве Валаам имеют возраст более 100 лет.

Большинство древесных пород, формирующих в таежной зоне второй ярус и подлесок, также имеет эктомикоризы. Однако участие грибов, связанных с ними, в общем урожае макромицетов невелико. Объясняется это тем, что распространены они на более богатых почвах, а главное, находятся под пологом лесообразующих пород, микотрофных в сильной степени и определяющих состав макромицетов. Поэтому сведений о микоризных грибах древесных пород второго яруса и подлеска немного. По-видимому, влияние их на плодоношение съедобных микоризных грибов в основном косвенное — через улучшение физико-химических и биологических свойств почвы.

Juniperus communis L. — Можжевельник обыкновенный. У представителей рода описаны экто- и эндомикоризы (Сычева, 1964) и эндомикоризы визикулярно-арбускулярные (Бункина, 1962; Тарасова, 1974; Еропкин, 1975). У *J. oblonga* Bieb. И. С. Саркиной (1986) встречен смешанный тип микоризы, состоящей из наружного мицелиального чехла и внутриклеточных визикулярно-арбускулярных образований. Отмечается связь можжевельника с *Lactarius deliciosus* (Ulbrich, 1936) и *Suillus bovinus* (Barsali, 1922).

По нашим наблюдениям, в сосново-березовых молодняках к можжевельнику обыкновенному приурочены карпофоры *Lactarius resimus*, *L. torminosus*. По-видимому, вблизи можжевельника улучшаются почвенные условия, способствующие плодоношению микоризных грибов растущих рядом лесообразующих пород. Он обогащает бедные песчаные почвы органическим веществом за счет опадающей хвои и лесоводами назван «отцом лесной подстилки». Корневая система улучшает физические свойства верхнего слоя почвы.

Род *Salix* L. — Ивовые. Представлены в таежной зоне более 40 видами (Раменская, Андреева, 1982). Ивы относят к растениям микотрофным в слабой степени (Лобанов, 1953). З. Ф. Сычева (1964) изучала в Карельской АССР корни у 3 видов и обнаружила эктомикоризы у одного вида. Более поздние исследования в различных лесных зонах показали, что экто- и реже эндомикоризы встречаются у всех видов ив (Селиванов, 1977, 1981; Логинова, Ивашкина, 1985). Указывается на связь ивовых с 30 видами макромицетов, встречающихся в таежной зоне (Комирная, Фурсаев, 1953; Trappe, 1962; Hoiland, 1978). Большое количество микоризных грибов, в том числе из родов *Lactarius*, *Leccinum* и *Russula*, свидетельствует о важном значении микосимбиотрофии для ивовых.

Ивы распространены во всех типах леса, на лугах и болотах. В насаждениях ивы участвуют в формировании второго яруса и подлеска.

Acer platanoides L. — Клен платановидный. Имеет эктомикоризы (Лобанов, 1953), возможно наличие эндомикориз, которые встречены у кленов в США (Spitko et al., 1978) и во Франции (Brechet, Tacon, 1984). Отмечена связь с *Hebeloma crustuliniforme* (Зерова, Воробьев, 1952), *Leccinum aurantiacum* и *L. scabrum* (Ulbrich, 1936). Данные о связях для таежной зоны отсутствуют.

Клен распространен в подлеске на более богатых лесных почвах в Приладожье и на юго-западном побережье Онежского озера (Раменская, Андреева, 1982).

Tilia cordata Mill. — Липа сердцевидная. Растение микотрофное в слабой степени (Лобанов, 1953). По данным В. Ф. Рия (1979), в возрасте до 10 лет у липы встречаются эндо- и эктомикоризы, а также безмикоризные сосущие окончания с корневыми волосками. В таежной зоне микоризы и микоризообразование липы мелколистной не изучались. Для видов рода *Tilia* отмечены связи с *Amanita pantherina* (Зерова, 1950), *A. rubescens*, *Cantharellus cibarius* (Бу-

setti, 1962), *Laccinum ascabrum* (Kalmar, 1950), *Russula fellea*, *R. foetens*, *R. grisea*, *Xerocomus subtomentosus* (Busetti, 1962). Почти все указанные виды грибов являются облигатными симбионтами березы. Отмеченный факт свидетельствует о желательности изучения влияния подлеска из липы на плодоношение макромикетов через микосимбиотрофию и повышение плодородия почвы. Липа мелколистная распространена в подлеске ельников южной подзоны тайги обычно на почвах с мягким гумусом. В Карельской АССР встречается по юго-западному побережью Онежского озера (Раменская, Андреева, 1982).

***Sorbus aucuparia* L. — Рябина обыкновенная.** Растение микотрофное в слабой степени (Лобанов, 1953). В Карельской АССР у рябины обнаружены экто- и эндомикоризы (Сычева, 1952), в лесах Прикамья — эндомикоризы (Переверденцева, 1985). В литературе указывается на связь рябины с *Hebeloma crustuliniforme* (Trappe, 1960). По нашим наблюдениям, вблизи групп рябины чаще появляются симбионты березы — *Lactarius resimus* и *L. torminosus*. По-видимому, влияние ее на плодоношение ценных съедобных микоризных грибов проявляется через свойства листьев — свертываясь, ускорять минерализацию опада. Рябина участвует в формировании второго яруса в лесах зеленомошной группы.

***Padus avium* Mill. — Черемуха обыкновенная.** Имеет эндомикоризы (Сергеева, 1972). Сведений о влиянии черемухи на плодоношение макромикетов в литературе не встречено. Черемуха обычна в южной и средней подзонах тайги и реже в северной, участвует в формировании второго яруса в хвойных и лиственных лесах на богатых почвах с мягким гумусом.

По данным Н. В. Лобанова (1953), микоризы отсутствуют у следующих кустарников, входящих в состав подлеска: *Frangula alnus* Mill., *Lonicera xylosteum* L. и *Viburnum opulus* L.

В северной подзоне тайги рассматриваемой территории около 80 % площади всех лесов занимают сосняки. Наиболее распространены среди них сосняки воронично-брусничные (около 40 % общей площади лесов) и сосняки воронично-черничные (30 %). Из других типов соснового леса встречаются сосняки болотно-кустарничковые (10 %), лишайниковые и вересковые (от 3 до 5 % каждый).

Ельники занимают 20 % общей площади лесов. Среди них ельники воронично-черничные составляют 60 %, воронично-брусничные — 10 %, остальная часть представлена заболоченными и приручейными типами леса. Ельники встречаются главным образом по долинам рек и ручьев, подножиям склонов, по отдельным возвышенностям, сложенным основными породами, на глинистых незаболоченных равнинах, имеющих ограниченное распространение.

В средней подзоне тайги более половины покрытой лесом площади занимают ельники, сосновые леса — около одной трети, остальная часть лесной площади приходится на лиственные, преимущественно березовые насаждения. Среди еловых лесов преобладают ельники черничные и долгомошные, реже встречаются ельники брусничные и сфагновые. Среди сосновых лесов доминируют (более половины площади) черничные и брусничные, менее распространены сосняки сфагновые и вересковые, еще реже встречаются сосняки долгомошные и лишайниковые. Леса средней подзоны тайги в отличие от северной подзоны характеризуются большей сомкнутостью древостоев (0.6—0.7) и более высокой производительностью (III—IV классы бонитета). Средний запас спелых древостоев около 150 м³ на гектаре.

В южной подзоне тайги с ее более богатыми почвами и более мягким климатом еловые и лиственные (из березы и осины) леса занимают около 80 % покрытой лесом площади. Насаждения имеют высокую сомкнутость и производительность. Встречаются ельники сложные, с примесью дуба, клена, вяза в древесном ярусе и липы, реже орешника — в подлеске. Леса южной подзоны тайги подвергались интенсивной эксплуатации. В настоящее время удельный вес спелых

и перестойных насаждений составляет около 25 %; на долю лиственных лесов приходится почти 40 % покрытой лесом площади.

Применяемые в лесах таежной зоны сплошные рубки приводят к формированию своеобразных биоценозов, отличающихся от лесных. Своеобразие вырубок нашло отражение в учении о типах вырубок И. С. Мелехова (1959). Тип вырубки, так же как и тип леса, представляет собой биогеоценоз со свойственными ему закономерностями превращения в лесной биогеоценоз. Рубка древостоя, формирование типа вырубки и затем лесного биогеоценоза по сравнению с продолжительностью выращивания спелого насаждения охватывает довольно короткий период. Однако в этот период происходят существенные изменения в экологических условиях для развития макромицетов. Особенности этих изменений лежат в основе классификации вырубок.

При изучении экологии макромицетов после сплошной рубки мы использовали схему типов вырубок для Карельской АССР В. С. Вороновой (1962) и Н. И. Ронконен (1975). Вырубки представлены 13 типами, не испытывшими воздействия огня, и пятью паловыми вариантами (рис. 1). Все вырубки, сходные по лесорастительным условиям и допускающие применение одинаковых лесоводственных мероприятий, объединены в группы типов вырубок. Возникшие без воздействия огня вырубки составили 5 групп: 1) кустарничково-лишайниковая; 2) кустарничково-зеленомошная; 3) злаковая; 4) травяно-болотная и 5) мохово-болотная. Паловые вырубки объединены в 3 группы: 1) вересково-паловая; 2) кустарничково-зеленомошная паловая и 3) кипрейно-паловая. Ниже приводим краткую характеристику групп типов вырубок.

1. Кустарничково-лишайниковая группа (лишайниковые и лишайниково-вересковые вырубки). Вырубки этой группы распространены в основном в северной подзоне тайги. Они занимают равнинные участки, а также вершины и склоны всхолмлений с песчаными почвами; образуются на местах сосняков лишайниковых и вересковых, которые обычно имеют низкую полноту. Почвы их отличаются значительной сухостью, бедностью органическим веществом и элементами питания. Рубка не вызывает здесь изменений светового и температурного режимов приземного слоя, поэтому напочвенный покров мало изменяется не только после рубки, но и с годами. На лишайниковых вырубках основной фон создают кустистые лишайники (*Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. sylvatica*), а на лишайниково-вересковых вырубках — *Calluna vulgaris*, нередко с участием *Vaccinium vitis-idaea* и *Agrostophylos uva-ursi*. Толщина подстилки 1—3 см, однако в северной подзоне тайги на лишайниковых вырубках ее мощность возрастает до 4—8 см.

Пирогенным вариантом рассмотренной группы вырубок является вересковая, которую представляют вересково-паловые и вересково-политриховые паловые вырубки. На таких вырубках после пожаров доминирует вереск, занимающий 50—60 % площади (вересково-паловые вырубки), или послепожарные мхи — *Polytrichum juniperinum* и *P. piliferum*; их покрытие достигает до 100 % (вересково-политриховые паловые вырубки). Толщина подстилки около 1 см, максимальная — 3 см. На вересково-политриховых паловых вырубках поверхность почвы часто покрыта тонкой спекшейся корочкой подстилки, местами подстилка сгорает полностью и обнажается минеральный горизонт.

2. Кустарничково-зеленомошная группа (кустарничково-зеленомошные и луговиково-кустарничковые вырубки). Это самая распространенная группа типов вырубок в северной подзоне тайги; занимает относительно ровные или всхолмленные местоположения на моренных равнинах, а также вершины и склоны гряд со свежими песчаными и супесчаными почвами; формируется на местах сосняков и ельников брусничных и сосняков брусничных и черничных. После рубки появляются *Calamagrostis epigeios*, *C. arundinacea* и *Deschampsia flexuosa*, однако злаки не образуют сплошного покрова, а встречаются небольшими пятнами. Основной фон растительного покрова создают

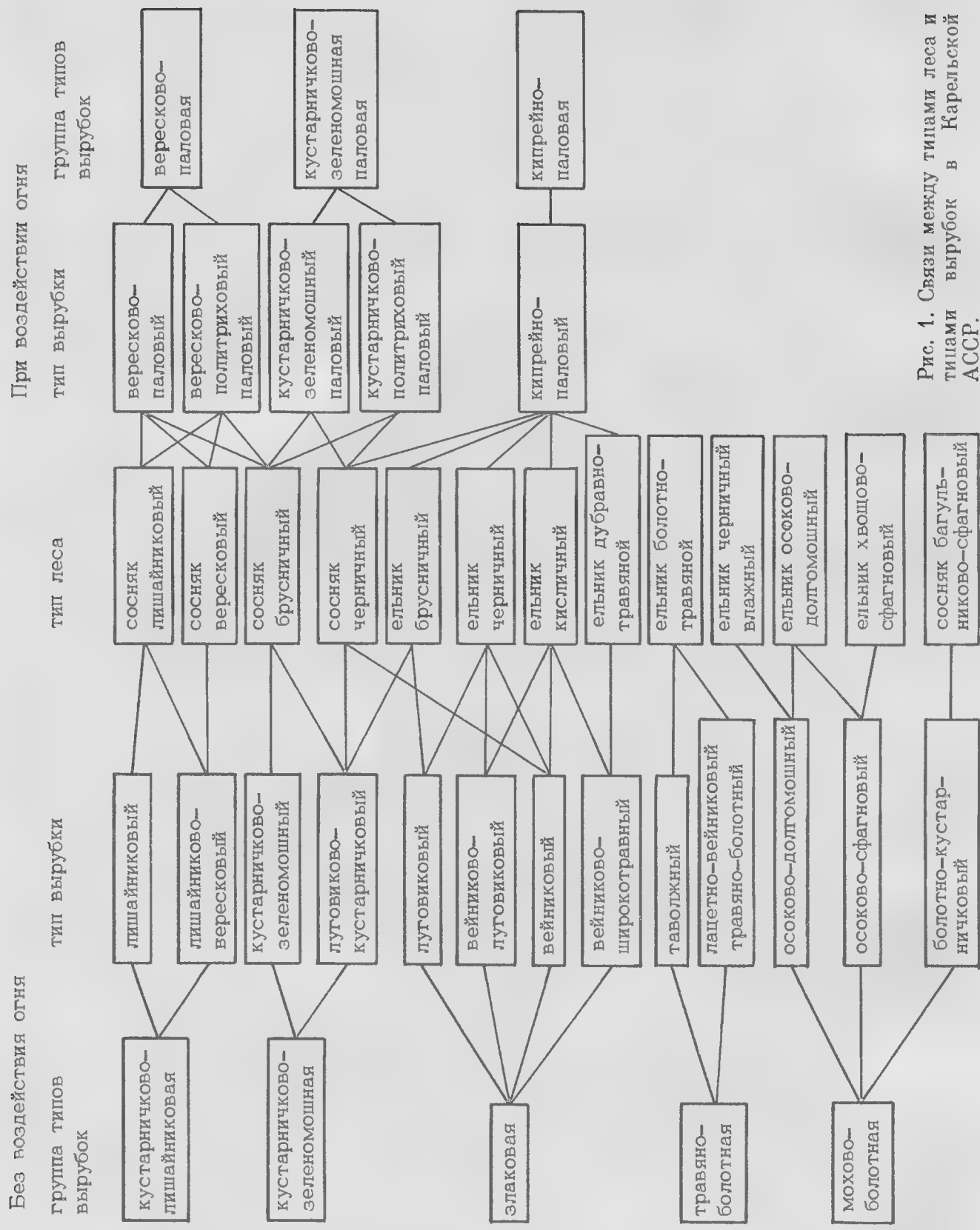
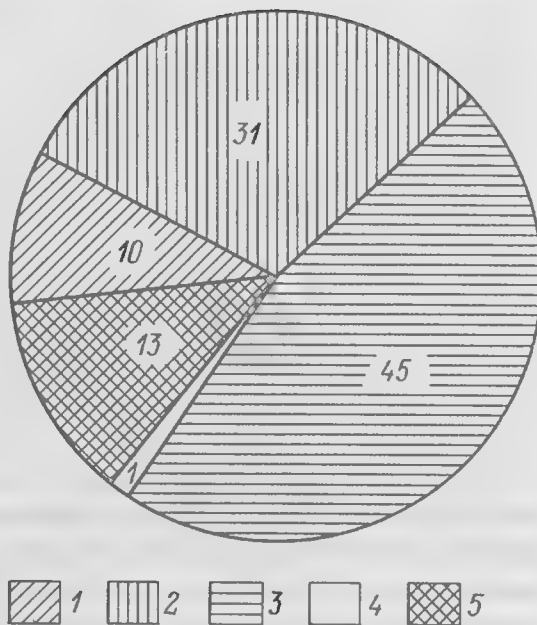


Рис. 1. Связи между типами леса и типами вырубок в Карельской АССР.

Рис. 2. Распределение площади вырубок (%) в Карельской АССР по группам типов.

1 — кустарничково-лишайниковая, 2 — кустарничково-зеленомошная, 3 — злаковая, 4 — травяно-болотная, 5 — мохово-болотная.



лесные кустарнички — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*. Мощность подстилки в среднем 4 см (колебание от 1 до 7 см).

3. Злаковая группа (луговиковые, вейниково-луговиковые, вейниковые и вейниково-широкотравные вырубки). Наиболее обширная группа по разнообразию входящих в нее вырубок. На ее долю приходится около половины общей площади вырубок Карельской АССР; занимает моренные гряды и холмы

с дренированными супесчаными и суглинистыми почвами; образуется на местах сосняков черничных и ельников брусничных, черничных и кисличных. Напочвенный покров этой группы вырубок очень динамичен. Уже на 2—3-й год вырубки зарастают злаками, большинство же лесных растений в покрове отмирает. Максимального развития злаки достигают на 3—4-й год. Почвообразовательный процесс изменяется и идет по типу дерново-подзолистого.

Кипрейно-паловая группа типов представляет собой пирогенные варианты кустарничково-зеленомошных и злаковых групп типов вырубок. Пожар обычно уничтожает только верхний слой подстилки, а толщина оставшейся части составляет 2—3 см.

4. Травяно-болотная группа (таволжные и ланцетно-вейниковые вырубки). Вырубки этой группы формируются на местах ельников болотно-травяных (приручейных), на торфянистых подзолах или на торфянисто-подзолисто-глеевых почвах с избыточным увлажнением. После рубки древостоя степень покрытия *Calamagrostis lanceolata* и *Filipendula ulmaria* значительно возрастает, и на 2—3-летних рубках они образуют густые заросли. Подстилка оторфованная, ее мощность 3—6 см.

5. Мохово-болотная группа (осоково-долгомошные, осоково-сфагновые и болотно-кустарничковые вырубки). Занимает небольшие площади в пониженных равнинах, по окрайкам болот на торфянистых и торфяных подзолах со слабопроточным и застойным увлажнением. После рубки древостоя доминирующая роль переходит к *Polytrichum commune*. Живой слой и очес из видов рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune* составляет в среднем 5—15 см, а оторфованная подстилка 6 см.

Распределение площадей вырубок Карельской АССР по группам типов показано на рис. 2.

Глава 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основные материалы по экологии макромицетов получены на территории Карельской АССР на стационарных участках Института леса Карельского филиала АН СССР, заложенных для изучения лесорастительных свойств типов вырубок, разработки агротехники выращивания посадочного материала в лесных питомниках и создания лесных культур на вырубках и осушенных болотах, для испытания различных приемов ухода за лесными культурами, включая применение гербицидов и минеральных удобрений, а также в спелых насаждениях заповедника «Кивач». Экспедиционные сборы материалов проводились во всех районах Карельской АССР и Мурманской области (рис. 3). Часть материалов собрана в Архангельской и Ленинградской областях и Коми АССР.

Основными объектами исследований являлись макромицеты лесных биогеоценозов, среди них — микоризные грибы. Вопрос о различных точках зрения на определение трофической принадлежности среди макромицетов рассмотрен в главе 1. При отнесении грибов к микоризным мы руководствовались в основном приуроченностью их к фитоценозам, состоящим из древесных растений, имеющих эктотрофные микоризы, и проявлением ими избирательности по отношению к отдельным видам таких растений. Необходимо учитывать, что карпофоры микоризных грибов могут встречаться в отдалении от корней высших растений и это расстояние у грибов, связанных с древесными растениями, не превышает 3 м (Шубин, 1973).

При изучении макромицетов большое внимание обращалось на выявление присутствия в фитоценозе древесных растений. Этот важный момент не всегда учитывается, что приводит к ошибкам в определении трофической принадлежности грибов. Так, Лайхо (Laiho, 1970) указывает на ошибочность утверждений Швобеля (Schwöbel, 1956) и Зингера (Singer, 1964) о способности *Paxillus involutus* образовывать карпофоры сапротрофно, мотивируя это тем, что ими не были замечены мелкие всходы древесных растений. Л. В. Михайловский (1975) отмечает появление *Laccaria laccata* на разнотравном лугу, но не дает характеристики окружающих его растений, в результате чего относит этот вид к сапротрофам. По нашим наблюдениям, *L. laccata* никогда не растет в отсутствии древесных растений, хотя распространен очень широко и является микоризообразователем для многих древесных пород.

Избирательность к древесным породам — один из важных показателей принадлежности грибов к микоризным. И наоборот, как указывает Б. А. Томилин (1965), отсутствие связей с определенными древесными породами характерно для немикоризных грибов. Возможности использования этого признака для микоризных грибов не ограничены, так как среди них не выявлено ни одного симбионта, связанного со всеми древесными породами таежной зоны.

Обычно использование указанных двух признаков вполне достаточно для определения принадлежности вида к микоризным грибам.

В качестве примера можно привести данные о распространении *Laccaria laccata* в лесных питомниках. Карпофоры его обычны среди сеянцев второго

года и старше в посевах сосны, лиственницы, кедра, дуба и березы. В то же время этот гриб не встречался на грядках с елью и ольхой серой, что послужило основанием для отнесения его к микоризным (Шубин, 1964). Позднее способность *L. laccata* образовывать микоризы на корнях многих древесных пород была подтверждена синтезом микориз. Молина (Molina, 1982), наблюдая высокую активность различных экотипов *L. laccata* в формировании микориз у сеянцев хвойных, указывает, что этот вид может являться ведущим при микоризации в лесных питомниках.

Следует подробнее остановиться на особенностях определения связей между макромицетами и древесными растениями. В настоящее время применяются следующие методы определения симбиотрофных связей.

1. Наблюдения за появлением карпофоров в лесных фитоценозах. Недостатки метода — трудность распознавания факультативных микоризообразователей и вероятность отнесения появления карпофоров за счет присутствия древесных пород, не связанных с исследуемым видом. Кроме того, часть микоризообразователей при этом не учитывается, поскольку не всегда образование микориз сопровождается плодоношением гриба-симбионта.

2. Прослеживание связи гиф от микориз к карпофорам. Недостатки метода — применим только к видам с обильным, а также заметным визуальным мицелием и при условии преобладания последнего в зоне распространения корней.

3. Идентификация чистых культур грибов, выделенных из карпофоров и микориз. Недостатки — сложность получения чистых культур и ограниченность идентификации из-за бедности макро- и микроскопических особенностей гиф, а также их полиморфности. Указанные недостатки частично устраняются за счет применения химических цветных реакций с грибной тканью, тонкослойной хроматографии и серологического метода, использования явления флуоресценции.

4. Синтез микориз культурой известного гриба. Недостатки — трудности выделения грибов в культуру и обеспечения необходимых для синтеза микориз условий.

5. Идентификация грибов-микоризообразователей по микоризам. Составляются определители микориз, образованных известными видами микоризных грибов. Они позволяют оценивать состояние и значение вида в микосимбиотрофии при отсутствии плодоношения. Недостатки метода — слабая изученность варибельности и стабильности морфологических признаков микориз во времени, а также от состояния симбионтов и экологических условий.

Первые два метода определения микоризообразователей применяются в полевых условиях, третий и четвертый — в лабораторных. Последний метод объединяет результаты изучения микориз и мицелия микоризных грибов в полевых и лабораторных условиях. Ни один из методов не исключает ошибок в определении видового состава грибов-микоризообразователей, поэтому исследователи пользуются разными методами, в результате чего данные о связях часто не совпадают.

Из лабораторных способов идентификации микоризообразователей наиболее широко благодаря наглядности результатов применяются методы полустерильных и стерильных культур. Однако они основаны на создании искусственных условий, которые могут быть благоприятными или неблагоприятными для осуществления симбиоза. Отсутствие конкуренции с более вирулентными видами и тесный контакт с корнями растений делают возможным синтез микориз с неактивными в естественных условиях симбионтами.

Имеющиеся в настоящее время материалы позволяют сказать, что большинство связей гриб-дерево, установленных наблюдениями в природе, в последующем подтверждены синтезом в лабораторных условиях. Вместе с тем ограниченность знаний и (или) возможностей осуществления эксперимента часто не позволяет обеспечить все необходимые для синтеза микориз условия. Общеиз-

вестна трудность выделения микоризных грибов в культуру. Некоторые их виды растут в культурах только вместе с другими микроорганизмами.

Отсутствуют способы определения активности микоризных грибов. Исследования Лайхо (Laiho, 1970) показали, что для синтеза микориз в одних и тех же условиях необходимо испытать несколько штаммов одного вида, так как часть штаммов не обладает активностью или теряет ее во время экспериментов.

Несмотря на совершенствование лабораторных методов определения способности грибов к микоризообразованию, высказывание Ромелля (Romell, 1938) о том, что синтез микориз в стерильных условиях указывает на физиологическую возможность комбинации гриб-хозяин, не потеряло актуальности и в настоящее время. Поэтому Н. В. Лобанов считает, что лабораторным синтезом «доказывается лишь способность данного гриба образовывать микоризы у определенных деревьев при некоторых условиях, но факт микоризообразования при помощи данного гриба в природных условиях этим не устанавливается. Кроме того, отрицательный результат, т. е. неспособность данного гриба образовывать микоризы у того или иного дерева, недостаточно убедителен. Всегда можно предположить, что не были подобраны подходящие условия для получения положительных результатов» (Лобанов, 1971, с. 90).

При решении вопроса о составе микоризных грибов не следует наблюдениям в природе отводить роль только поставщика возможных сочетаний гриб-растение, достоверность которых будет определяться лабораторным синтезом. Полевые и лабораторные методы определения микоризообразователей должны дополнять, а не заменять друг друга. Поэтому связи, установленные только лабораторными методами, подлежат проверке наблюдениями в естественных условиях.

Принадлежность грибов к микоризным и их связи с древесными породами нами определялись в основном по появлению карпофоров в естественных и искусственных лесных фитоценозах. Для наблюдений использовали обычно однопородные посевы (в питомниках) и насаждения (естественные и искусственные). Иногда, после определения состава макромицетов, вырубали сопутствующие древесные породы, и происходящие в последующие годы изменения в составе микоризных грибов позволяли получить дополнительные сведения об их связях. Регулярные сборы грибов на постоянных участках обеспечивали получение данных о количественном участии видов грибов в микосимбиотрофии, а также об изменении их активности в зависимости от погодных условий года, в результате развития древостоя или под влиянием лесоводственных мероприятий.

Микосимбиотрофные связи, экология и плодоношение макромицетов изучались на постоянных и временных участках размером от 0.05 до 0.25 га. Для каждого участка составляли характеристики древостоя, напочвенного покрова и почвы. Некоторые постоянные участки для удобства наблюдений разбивали на квадраты размером 5×5 м, а все деревья, пни и упавшие стволы наносили на карту, на ней же отмечали места появления грибов.

Участки осматривали в период плодоношения грибов регулярно через 3—7 дней или 3—5 раз за сезон. При этом собирали все макромицеты, за исключением мелких сапротрофов. Места появления отдельных видов грибов наносили на карту условным значком, после чего гриб удаляли. Такие наблюдения в спелых насаждениях заповедника «Кивач» выполнены в 1959—1963 и 1968—1972 гг., в молодых и средневозрастных насаждениях — в 1970—1987 гг. Экспедиционные сборы материалов на временных участках осуществлялись в 1951—1987 гг.

Глава 4. ЭКОЛОГИЯ МАКРОМИЦЕТОВ

Рост макромицетов на органических субстратах

Способность микоризных грибов использовать целлюлозу и гумус в качестве источников углерода изучалась многими исследователями. Ряд из них пришел к отрицательному выводу (Melin, 1925; Возняковская, 1952; Частухин, Николаевская, 1969). По мнению Л. Г. Буровой (1976), отсутствие у микоризных грибов способности разлагать мертвые органические остатки является физиологическим отличием их от подстилочных грибов-сапротрофов.

С другой стороны, в опытах Ю. М. Возняковской (1952) мицелий *Leccinum scabrum* использовал гуматы в качестве источника углерода. Норкранс (Norkrans, 1950), испытывая микоризные грибы рода *Tricholoma* и сапротрофные грибы на способность разрушать целлюлозу, пришла к выводу о наличии между ними количественных, но не качественных различий. Причем в ее опытах микоризные грибы образовывали целлюлазу только в присутствии целлюлозы и при недостатке моносахаров. В. Ф. Купревич (1952) обнаружил целлюлазу в выделениях микоризных окончаний древесных растений.

В. Я. Частухин (1955) экспериментально установил способность чистых культур *Suillus luteus* и *S. granulatus* использовать сильно разложившуюся древесину в качестве источника углерода. Лир (Lyr, 1963), изучая накопление целлюлазы при выращивании микоризных грибов на питательных средах, пришел к выводу о способности *Amanita citrina*, *Suillus variegatus* и *Xerocomus subtomentosus* разрушать целлюлозу и гемицеллюлозу, а *Amanita muscaria* и *Boletus badius* — только гемицеллюлозу. При этом *Xerocomus subtomentosus* по своей способности к разложению целлюлозы приближался к слабоактивным подстилочным сапротрофам. Он считает, что в естественной лесной почве образование энзимов у микоризных грибов должно идти активнее. Следует отметить, что в обеих работах взятые для исследования грибы не обладают выраженной способностью к сапротрофии, но некоторые из них (*Suillus variegatus* и *Xerocomus subtomentosus*) встречаются на гнилой древесине. Опытные данные свидетельствуют о разной способности микоризных грибов к разложению целлюлозы и лигнина. По-видимому, нельзя у микоризных грибов оценивать способность к росту на древесине по их целлюлозолитической активности. Так, в лабораторных условиях *Paxillus atrotomentosus* и *P. involutus* не разлагали чистую целлюлозу, тогда как *Hygrophoropsis aurantiaca* проявила эту способность (Nilsson, Ginns, 1979). Все три вида часто встречаются на гнилой древесине, а *Paxillus atrotomentosus* даже относят к ксилотрофам.

Однако целлюлозоразрушающая активность микоризных грибов вне связи с высшим растением и в микоризах не может быть тождественной. Еще Харли (Harley, 1963) указывал, что высшее растение оказывает на физиологию микоризных грибов своеобразное влияние, позволяющее им разрушать такие вещества, на которые они вне симбиоза совершенно не действуют. Накопление материалов об особенностях роста микоризных грибов на различных органических субстратах представляет интерес для решения вопросов их экологии, а также роли микосимбиотрофии в питании высших растений.

В литературе имеются сведения о появлении *Boletinus asiaticus* на древесине лиственницы (Васильков, 1955), *Leccinum scabrum* — сосны (Dimbleby, 1953), сосны и березы (Васильков, 1955; Шубин, 1973); *Lactarius rufus* — ели (Шубин, 1973); *Tylopilus felleus* — ели и сосны (Васильков, 1955; Бурова, 1969; Частухин, Николаевская, 1969); *Hygrophoropsis aurantiaca* — сосны (Васильков, 1955); *Xerocomus subtomentosus* — дуба (Частухин, 1955); *Amanita muscaria* — сосны (Dimbleby, 1953); *Paxillus atrotomentosus* — сосны (Частухин, Николаевская, 1969; Родионова, 1970); *P. involutus* — ели и сосны (Васильева, Назарова, 1967; Нездоймино, 1967; Частухин, Николаевская, 1969; Laicho, 1970; Родионова, 1970; Шубин, 1973) и *Thelophora terrestris* — сосны (Алексеев, Хохленко, 1971; Froidevaux, 1975).

Из приведенных данных видно, что микоризные грибы растут на древесине видов, с которыми симбиотрофно не связаны. Например, *Leccinum scabrum* — симбионт только березы, но часто растет на древесине сосны. По-видимому, определяющим является распространение в древесине корней растения-хозяина.

Муравейники сооружаются из веточек, хвои и других растительных материалов. Диаметр основания их 2—3 м и высота 0.6—0.8 м. Рост микоризных грибов на муравейниках определяется особенностями материала, из которого они состоят, и окружающими древесными породами. По наблюдениям М. Д. Сибиряковой (1969), поверхностные корни деревьев очень активно осваивают муравейники. Муравьи влияют на физические и химические свойства почвы. Согласно данным Л. А. Малоземовой и Н. П. Корума (1973), под муравейниками улучшается аэрация верхнего слоя почвы, повышается содержание в нем подвижных форм фосфора и калия, снижается кислотность почвы и увеличивается концентрация корней древесных растений, включая горизонты В₁ и В₂. На муравейниках отмечен рост сапротрофов *Agaricus silvaticus* (Васильева, 1973; Гарибова и др., 1974) и *Macrolepiota rhacodes* (Васильева, 1973). Наши наблюдения за появлением карпофоров на древесине и муравейниках дополнялись раскопками для выявления особенностей развития мицелия и наличия корней древесных растений. На пнях, валежнике, окученных порубочных остатках или погребенной в верхнем слое почвы древесине встречено 14 видов микоризных грибов (табл. 1). Большинство микоризных грибов являлось симбионтами сосны (86 %) и березы (64) и меньше — ели (50) и осины (21 %). На муравейниках обнаружено 14 видов макромицетов, среди которых преобладают (86 %) микоризные грибы. По-видимому, это обусловлено интенсивным развитием в почве под муравейником корней древесных пород. Два вида — *Agaricus silvaticus* и *Macrolepiota rhacodes* обычно приурочены к муллевым лесным почвам, и их появление на муравейниках можно объяснить повышением плодородия почвы под муравейниками. На торфяных почвах распространено 63 % видов, встреченных на гнилой древесине, и 36 % видов макромицетов, обнаруженных на муравейниках.

Рассмотрим особенности экологии микоризных грибов, обитающих на древесине и муравейниках.

***Amanita muscaria*.** Встречен на муравейниках в зеленомошной группе типов леса. Карпофоры располагаются по периферии, ближе к основанию муравейника, часто среди травяного покрова у основания муравейника. В сосняках брусничных в муравейниках с карпофорами *A. muscaria* обнаружены многочисленные корни сосны с вильчатыми микоризами и матово-белый паутинистый мицелий.

***Boletus edulis*.** Обнаружен рост ножки из полуразложившегося корня сосны в сосняке черничном, пройденным сплошным палом. При этом нижняя часть ножки, длиной около 6 см, росла параллельно поверхности почвы, заполняя корень с сохранившейся корой, а затем, изгибаясь почти под прямым углом, выходила на поверхность почвы. Встречен на муравейнике вместе с *Suillus bovinus* и *S. variegatus* в сосняке брусничном III класса возраста.

Встречаемость макромицетов на древесине и муравейниках

Вид гриба	Субстрат		Распространение III торфяных почвах
	древесина	муравейники	
Микоризообразователи			
<i>Amanita muscaria</i>	—	ч.	
<i>Boletus edulis</i>	о. р.	о. р.	
<i>Dermocybe semisanguinea</i>	н. р.	ч.	о. ч.
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	ч.	о. ч.	
<i>Laccaria laccata</i>	о. р.	—	о. ч.
<i>Lactarius necator</i>	—	ч.	р.
<i>L. resimus</i>	—	о. р.	
<i>L. rufus</i>	о. ч.	—	о. ч.
<i>L. torminosus</i>	ч.	р.	
<i>L. vietus</i>	ч.	—	о. ч.
<i>Leccinum scabrum</i>	о. ч.	—	о. ч.
<i>Suillus bovinus</i>	—	ч.	
<i>S. luteus</i>	—	ч.	
<i>S. variegatus</i>	р.	ч.	н. р.
<i>Thelephora terrestris</i>	о. ч.	—	н. р.
<i>Tylopilus felleus</i>	—	ч.	ч.
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	н. р.		
<i>Paxillus involutus</i>	о. ч.	ч.	о. ч.
<i>Rozites caperatus</i>	о. р.	—	н. р.
<i>Russula paludosa</i>	р.	—	о. ч.

Сапротрофы

<i>Agaricus silvaticus</i>	—	н. р.	
<i>Collybia butyracea</i>	р.		
<i>Lycoperdon perlatum</i>	о. ч.		
<i>L. umbrinum</i>	о. ч.		
<i>Macrolepiota rhacodes</i>	—	ч.	
<i>Paxillus atrotomentosus</i>	о. ч.	—	н. р.
<i>Stropharia hornemannii</i>	о. ч.	—	н. р.

Примечание. Встречаемость: о. р. — очень редкая, р. — редкая, н. р. — нередкая, ч. — частая, о. ч. — очень частая.

На этом же муравейнике позднее на месяц (в сентябре) появилось около 40 экземпляров *Dermocybe semisanguinea*.

***Dermocybe semisanguinea*.** Встречен на пнях и валежнике сосны в сосняках зеленомошной группы. Часто отмечено появление на муравейниках в сосняках брусничных группами, по несколько десятков экземпляров. При этом карпофоры располагались почти у вершины муравейников. Мицелий у основания карпофоров обильный, со шнурами, красновато-желтый.

***Hygrophoropsis aurantiaca*.** Растет на пнях и валежнике сосны в сосняках брусничных. Карпофоры обычно расположены у основания пня. Мицелий бледно-желтоватый, иногда в древесине образует ватообразные скопления. Встречается на муравейниках в сосняках зеленомошной группы обычно группами до 5 экземпляров. Особенно часто карпофоры появлялись на муравейниках в благоприятном для плодоношения макромицетов 1974 году. На проникающих в муравейники корнях березы около карпофоров заметны слабо извилистые, гладкие светло-коричневые микоризы.

***Laccaria laccata*.** Обитает на валежнике сосны в сосново-березовом молодняке II класса возраста, сформировавшемся на вырубке из-под ельника черничного. Мицелий слабо развит и мало заметен даже у основания карпофоров. Обычен на торфяных почвах.

Lactarius necator. Встречается часто на муравейниках в сосняках черничных. Нередко на этом же муравейнике появляются карпофоры *Paxillus involutus*. На возможность появления на муравейнике *L. necator* указывают растения-нитрофилы, растущие вблизи муравейников, — *Chamerion angustifolium* или *Rubus idaeus*. Мицелий белый, со шнурами.

L. resimus. Найден только на заброшенном муравейнике в сосново-березовом молодняке II класса возраста, тип леса сосняк брусничный. Причем в 1983 г. карпофоры появились скученно, перекрывая краями друг друга, и почти по всей поверхности муравейника, а в 1984 г. отмечено всего несколько карпофоров. Вокруг муравейника наблюдался обильный рост карпофоров этого вида. В муравьиной куче много корней березы с однотипными извилистыми беловатыми микоризами, а также хорошо заметного визуально паутинистого матово-белого мицелия.

L. rufus. Растет на гнилой древесине, причем в северной подзоне тайги значительно чаще, чем в средней. В Мурманской области особенно много карпофоров образуется на валежных стволах ели в ельниках зеленомошной группы. В сосняках брусничных и черничных карпофоры появляются на сосновых пнях 30—40-летней давности, а также на основании стволов перестойных деревьев. В последнем случае они вырастали из рыхлого слоя коры на высоте до 30 см от поверхности почвы. На толстых невысоких пнях при толщине периферического слоя гнили до 20 см карпофоры обычно появляются по краю пня. Корни сосны в таких пнях проходили по границе рыхлой и плотной древесины, проникая и в плотную часть пня. С северной стороны пня корни поднимаются выше, чем с южной. Ближе чем на 20 см корни от основания ножек карпофоров не встречены. Но часто связь между корнями и карпофорами прослеживалась по хорошо заметным серовато-белым шнурам, отходящим от основания ножек. В средней подзоне тайги много карпофоров появляется на местах перегнивания окученных порубочных остатков 20—30-летней давности. В древесине около карпофоров обнаруживаются корни березы, сосны или ели с разнообразными микоризами. На корнях березы микоризы светло-коричневые до желто-коричневых (цвета ножки карпофоров), простые и ложнодихотомически разветвленные, слегка или сильно изогнутые. Чехол простых микориз гладкий, чаще из плотно уложенных бесцветных гиф диаметром около 4 мкм; толщина чехла в среднем 21 мкм (от 18 до 32 мкм). У ложнодихотомически разветвленных микориз чехол псевдопаренхиматический, наружная часть плектенхиматическая, с отходящими гифами, диаметром 2.3 мкм, с пряжками; толщина чехла 25—32 мкм. У обеих групп микориз имеется сеть Гартига, внутриклеточного мицелия не обнаружено. Встречены также клубеньковые желто-коричневые микоризы.

L. torminosus. Встречается на сильно разложившемся валежнике березы. Карпофоры формируются на лишенных коры участках и под корой. Как правило, в древесине наблюдалась масса корней березы с микоризами. Очевидно, способность к росту на древесине у *L. torminosus* ограничена, так как встречаются карпофоры редко и, как правило, при сильном разложении древесины и большом скоплении микоризных окончаний. Только один раз *L. torminosus* был обнаружен на слабо разложившемся обгорелом валежнике сосны в сосново-березовом молодняке II класса возраста. В таких молодняках *L. torminosus* часто появляется группами на старых полуразложившихся кучах тонкомерной березы, оставленных после проведения рубок ухода.

L. vietus. Встречен на пнях сосны 15—20-летней давности в березово-сосновом молодняке, сформировавшемся на вырубке из-под сосняка брусничного. Карпофоры располагались на основании пня на хорошо разложившейся древесине. Отходящий от ножки мицелий серовато-белый, образует тонкие шнуры. В гнилой древесине вблизи карпофоров обнаружены корни сосны с клубеньковыми светло-серыми микоризами. Чехол микориз из плотно уложенных гиф,

от поверхности чехла отходят гифы диаметром 2.1—2.7 мкм. Толщина чехла 70—80 мкм. Сети Гартига и внутриклеточного мицелия не обнаружено.

Leccinum scabrum. Часто встречается на старых пнях и валежнике сосны в березово-сосновых молодняках II—III классов возраста. В сосняках вересковых, образовавшихся на месте сосняков брусничных после сплошных палов, карпофоры чаще развиваются на основании пней, как бы вырастая из них (рис. 4). Нередко они появляются в рыхлом слое древесины между оставшейся корой и слабо разложившейся частью пня. Массовое появление карпофоров на древесине наблюдалось в 1963 г. Реже они образуются на пнях березы, имеющих поросль, в этом же типе леса. В больших количествах карпофоры встречаются у осушительных канав на отвалах торфа, заросших березой.

От ножки гриба в древесину отходят хорошо заметные белые шнуры длиной до 10 см. Подобные шнуры образуются около карпофоров на отвалах торфа.

Paxillus involutus. Обитает на пнях и валежнике хвойных и лиственных пород. Подобно *Lactarius rufus*, появляется на пнях сосны 20—40-летней давности высотой до 0.5—0.6 м. В. Я. Частухин (1955) наблюдал рост *P. involutus* на еловом пне высотой более 1 м. Особое обилие *P. involutus* отмечалось в 1977 г. на валежной древесине сосны в 18-летнем сосняке вересковом, где начиная с 1966 г. систематически вносили калийно-азотные удобрения. При этом в древесине встречались скопления мицелия в виде желто-коричневых рыхлых пленок. Часто образует группы на муравейниках в черничных и кисличных типах леса и вместе с *Lactarius necator*. О возможности появления этих видов свидетельствует наличие около муравейников *Chamerion angustifolium* и *Rubus idaeus* (рис. 5).

Мицелий *P. involutus* серовато-желтый, хорошо развитый, со шнурами. Микоризы светло-коричневые, простые и вильчатые, с отходящими от них многочисленными гифами и шнурами. Гифы диаметром 2—4 мкм, септированные, с пряжками.

Rosites caperatus. Обнаружен на валежнике березы в сосняке брусничном.

Russula paludosa. Растет на сильно разложившихся пнях и валежнике березы в смешанных насаждениях по окрайкам болот. Мицелий белый и прослеживается только у основания карпофоров.

Suillus bovinus. Встречается на муравейниках в сосняках брусничных, единично и небольшими группами. Мицелий хорошо заметен, розоватый, с многочисленными шнурами. Микоризы простые, вильчатые и клубеньковые, с отходящим обильным мицелием.

S. luteus. Обитает на муравейниках в сосняках брусничных и черничных. Появляется группами до 6 экземпляров, и часто вместе с *Suillus variegatus*. У основания ножки хорошо заметен розоватый, со шнурами мицелий.

S. variegatus. Растет на гнилых пнях березы и на полуразложившихся кучках из крупных сучьев сосны в сосняке черничном. Отмечено групповое появление карпофоров на муравейниках, нередко вместе с *Suillus luteus* в сосняках зеленомошной группы. Обычен на торфяных почвах по окрайкам болот.

У основания ножки в древесине образуются скопления желтовато-бурого мицелия со шнурами, на корнях сосны — многочисленные вильчатые, коричневые гладкие микоризы.

Thelephora terrestris. Часто встречается в сосняках брусничных на мелком валежнике и толстых сучьях сосны. Появляется на поверхности почвы по окрайкам болот. Мицелий слабо развит, визуально не заметен. Микоризы простые и вильчатые, светло-коричневые, гладкие.

Tylopilus felleus. Встречается группами до 5 экземпляров на муравейниках в сосняках зеленомошной группы. Предпочитает дренированные торфяные почвы, особенно по берегам озер и рек в присутствии сосны.

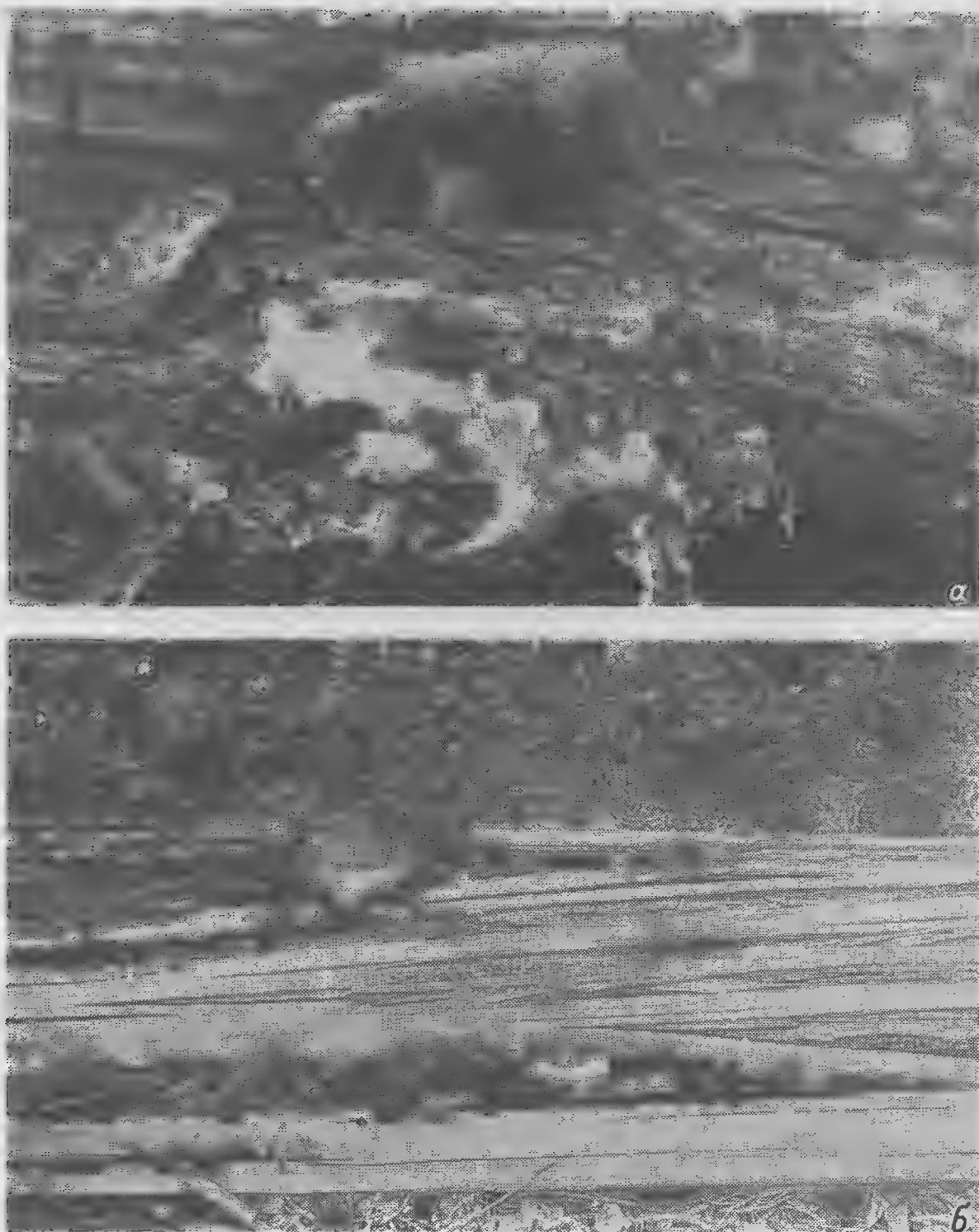


Рис. 5. *Paxillus involutus* на валежной древесине сосны (а, б).

***Xerocomus subtomentosus*.** Обитает на пнях сосны разной степени разложения. От основания ножки отходят хорошо заметные и обильные зеленые шнуры. На пнях отмечены карпофоры на высоте до 15 см от поверхности почвы; зеленые шнуры распространяются по границе твердой и мягкой древесины.

Появление карпофоров микоризных грибов на гнилой древесине мы не рассматриваем как переход к сапротрофии. Раскопки показывают, что в большинстве случаев в древесину проникают корни растущих вблизи деревьев-симбионтов. На корнях всегда отмечалось обильное микоризообразование, что согласуется с высказываниями о способности древесных растений использовать гнилую древесину только через микотрофию (Шубин, 1957; Нечаев, 1964;

Froidevaux, 1975). На частично разрушившихся пнях корни распространяются по границе со слабо изменившейся твердой древесиной, проникая в нее и как бы «обсасывая» пень. На сильно разложившейся древесине корни концентрируются в участках, менее подверженных высушению. Обычно такие участки покрыты мхами и лишайниками.

По-видимому, корни используют гнилую древесину при первой возможности, об этом свидетельствует проникновение придаточных корней в гнилую сердцевинную часть материнского дерева. Особенно часто такое явление наблюдается у березы. Наличие придаточных корней в гнилой части материнского дерева отметил П. К. Красильников (1956). Развитие корней в гнилой части древесины другой породы описано В. Д. Лопатиным (1959). Мелин (Melin, 1925) указывал на обильное скопление микоризных корней в погребенной древесине, что впоследствии отмечали многие исследователи.

Между отходящим от карпофоров видимым мицелием и корнями деревьев часто нельзя обнаружить непосредственного контакта, но это не указывает на отсутствие связи между симбионтами. Так, карпофоры *Paxillus involutus* могут появляться от корней дерева-хозяина на расстоянии до 2—3 м (Laiho, 1970; Шубин, 1973). Аналогичным образом следует рассматривать случаи, когда в пнях или валежных стволах не обнаружены корни деревьев, но их много в почве. Это мы наблюдали при росте *P. involutus* на валежнике сосны в смешанных молодняках на песчаных почвах.

Причины распространения на древесине микоризных грибов различны. Во многих случаях основную роль может играть способность их к развитию при неустойчивом режиме увлажнения и слабой обеспеченности элементами минерального питания. В частности, этим объясняется плодоношение на древесине *Lactarius rufus* и *Leccinum scabrum*. Оба вида встречаются на сухих и бедных почвах иногда на чистом крупнозернистом песке. Л. Н. Васильева и М. М. Назарова (1967), И. А. Петренко (1978) появление макромикетов на гнилой древесине объясняют более высоким содержанием в ней влаги. Это согласуется с данными о максимальной концентрации микориз древесных растений в разлагающейся древесине в засушливые периоды (Harvey et al., 1978). Осенью 1978 г. мы наблюдали обильное плодоношение *Lactarius torminosus* на сильно разложившейся древесине березы, сложенной в кучи при проведении рубок ухода в березово-сосновых молодняках, а также исключительно частую встречаемость *L. vietus* на пнях и валежной древесине сосны в хвойно-лиственном молодняке, сформировавшемся на вырубке из-под ельника черничного. Первая половина лета была засушливой, тогда как начиная с конца второй декады августа стали выпадать обильные дожди. Можно полагать, что в засушливый период корни древесных растений активно заселяли гнилую древесину, обеспечивая в ней развитие мицелия микоризных грибов, плодоношение которых было обильным при наступлении благоприятных условий в третьей декаде августа.

Вторая причина — меньшая конкурентная способность вида по отношению к другим микоризным грибам. Так, после уничтожения березы при осветлении культур сосны плодоношение *Lactarius vietus* ослабло, а затем сохранялось на низком уровне, но плодовые тела встречались исключительно на пнях и валежной древесине. На участках контрольном и с обработкой только экземпляров березы, затеняющих сосну (базальный уход), плодоношение *L. vietus* было значительно (в 18 раз) интенсивнее и карпофоры встречались в основном на почве (табл. 2).

Среди появившихся на участках микоризных грибов, кроме *Lactarius vietus*, способностью к росту на гнилой древесине обладают *L. rufus*, *L. torminosus*, *Leccinum scabrum*, *Paxillus involutus* и *Stropharia hornemannii*, но только *Lactarius vietus* встречается исключительно на гнилой древесине. По-видимому, на участке с авиахимобработкой *L. vietus* был вытеснен более конкуренто-

Плодоношение *Lactarius vietus* при освещении сосны в сосново-березовом молодняке

Способ ухода	Число карпофоров (шт./га) по годам								Всего
	1971	1972	1974	1977	1978	1979	1981	1982	
Контроль	810	—	2710	2940	2330	950	9350	6090	25180
Базальный уход	280	—	5970	2460	3350	3630	6310	3420	25420
Авиахим-обработка	290	—	—	80	90	240	290	380	1370

Примечание. Уход выполнен в 1971 г.

способными видами микоризных грибов и сохранился в основном у корней, развивающихся в гнилой древесине. По нашему мнению, эта же причина обусловила исключительную приуроченность *L. rufus* в ельниках зеленомошной группы на Кольском полуострове к пням и валежным стволам ели (Шубин, 1973).

Третья причина — ингибирующее воздействие растений напочвенного покрова на развитие мицелия в почве. Боулард (Boullard, 1964) отметил отрицательное влияние выделений корней *Calluna vulgaris* на образование микориз у древесных пород. Исследования Робинсона (Robinson, 1972) показали, что выделения корней *Calluna vulgaris* и экстракты из его опада подавляют рост мицелия микоризных грибов, особенно в кислой среде (pH 3.9). По его мнению, это связано с действием антибиотических веществ, выделяемых присутствующим в корнях *Calluna vulgaris* грибом-эндофитом.

В опытах Броуна и Микола (Brown, Mikola, 1974) водные вытяжки из лишайников, особенно *Cladonia alpestris*, ингибировали рост культур микоризных грибов. Наиболее чувствительными к токсическому влиянию оказались *Corticium bicolor* и *Paxillus involutus*. Токсическое воздействие на *P. involutus* проявили вытяжки из гумуса, образовавшегося под покровом лишайников. На рост *Suillus luteus*, *S. variegatus* и *Cenococcum graniforme* вытяжки из лишайников не оказали отрицательного влияния.

Массовое появление *Leccinum scabrum* на пнях и валежной древесине мы наблюдали в березово-сосновом молодняке II класса возраста, где в покрове господствовал *Calluna vulgaris*. Внесение азотных удобрений в сосняке вересковым I класса возраста вызвало обильное разрастание *C. vulgaris*. В этом случае также отмечена частая встречаемость *Paxillus involutus* на пнях и валежных стволах сосны.

Некоторые микоризные грибы вырастают на основании сильно разложившихся пней или валеже. По нашим наблюдениям, это вызвано накоплением мицелия в прилегающих слоях почвы, через которые проходят корни деревьев перед проникновением в древесину. Такие случаи возможны для многих видов, но особенно они характерны для *Lactarius torminosus* и *L. vietus*, карпофоры которых появлялись на древесине только у поверхности почвы.

Распространение *Paxillus involutus* в лесных экосистемах связано с накоплением избытков азотных соединений (Шубин, 1973). Поэтому, возможно, иногда рост его на гнилой древесине обусловлен повышенной концентрацией подвижных форм азота, высвобождающихся при автолизе мицелия грибов, осуществляющих более ранние стадии разрушения древесины. Безусловно, указанных причин недостаточно. Например, ими нельзя объяснить, почему *Lactarius rufus*, *Leccinum scabrum* и *Paxillus involutus* часто встречаются на древесине, а *Laccaria laccata* исключительно редко. *L. laccata* распространен даже в более экстремальных условиях, чем *Lactarius rufus*, ежегодно и обильно

плодоносит, имеет большой набор симбионтов. Обычно *Laccaria laccata* встречается вместе с *Lactarius rufus*, *Leccinum scabrum* и *Paxillus involutus* на отвалах торфа (Шубин, 1973).

Рост микоризных грибов на древесине имеет большое значение для их сохранения после рубки древостоя или при других сукцессионных явлениях. В верхнем слое почвы березняков и ельников погребенная древесина составляет 14—30 % объема почвы, или 39—47 т на гектаре, и сохраняется до 100 лет (Mc Fee, Stone, 1966). Установлено, что возобновление березы в верещатниках Англии приурочено к сгнившим корням сосны (Dimbleby, 1953). При этом отмечено обильное образование на корнях самосева микориз *Amanita muscaria* и *Leccinum scabrum*, мицелий которых сохранился в разлагающихся корнях сосны. По нашим наблюдениям, мицелий *Corticium bicolor* в больших количествах скапливается в древесине и грубогумусной подстилке под пологом леса. После рубки древостоя усиливается минерализация подстилки и мицелий *Corticium bicolor* исчезает, но сохраняется в древесине валежа, пней и крупных корней. По-видимому, это свойственно и некоторым другим микоризным грибам, растущим в древесине, но проследить это трудно, поскольку их мицелий не имеет такой яркой окраски, как мицелий *C. bicolor*. Сохранению микоризных грибов в древесине должно способствовать наличие на вырубках тонкомера и подроста, корни которых обычно расположены ближе к поверхности и чаще осваивают валеж и пни.

Следует отметить, что причины, обуславливающие рост сравнительно небольшого числа видов микоризных грибов на древесине, заслуживают всестороннего изучения, и главным образом с точки зрения особенностей их питания (раздельного и в симбиозе).

Из сапротрофов изучались только виды с крупными карпофорами. Некоторые из них рассматриваются как возможные симбионты древесных растений.

Agaricus silvaticus. Встречен на муравейниках в смешанных хвойно-лиственных лесах черничных и кисличных типов. Обычно карпофоры расположены у основания муравейников небольшими группами.

Collybia butyracea. Появляется на оставленных при заготовке древесины двухметровых отрезках сосны в сосняке брусничном. Давность рубки около 40 лет. Карпофоры растут в верхней части, небольшими группами. Мицелий белый, со шнурами, особенно заметными при росте по нижней стороне коры.

Lycoperdon perlatum. Этот вид обычно относят к сапротрофам, но в то же время многие авторы отмечают его симбиотрофную связь с березой, елью и дубом. Часто встречается на пнях и валежной древесине хвойных и лиственных в черничных и кисличных типах леса. В древесине формирует хорошо заметные, редко ветвящиеся белые шнуры.

L. umbrinum. Сапротроф, но отмечается связь с сосной. Обитает на валежнике и пнях лиственных и хвойных пород в черничных и кисличных типах леса.

Macrolepiota rhacodes. Встречается на муравейниках в ельниках черничных и кисличных, обычно не выше 30 см от основания муравейника. Вблизи основания ножек в муравейнике развивается обильный белый мицелий.

Paxillus atrotomentosus. Предпочитает пни сосны в сосняках брусничных, а также торфяные дренированные почвы. Мицелий обильный, коричневатожелтый, ватообразный, иногда в виде пластов.

Stropharia hornemannii. Сапротроф, но отмечается также как микоризообразователь у сосны. Встречается на полуразложившихся порубочных остатках, расположенных в пониженных местах, покрытых сфагновыми мхами. От основания ножек в древесину отходят серовато-белые толстые шнуры диаметром до 1 см, которые распространяются вдоль стволов до 30 см в длину.

Макромицеты и растения напочвенного покрова

Живой напочвенный покров оказывает прямое и косвенное влияние на распространение макромицетов, их плодоношение. В свою очередь макромицеты могут существенно изменить состав и развитие растительного покрова. Эти вопросы представляют большой интерес, так как помогают понять экологию грибов, что может быть использовано для формирования высокопродуктивных биоценозов.

Сведения о влиянии напочвенного покрова на экологию макромицетов разрозненны. Отмечается отрицательное влияние густого травяного покрова на появление макромицетов (Lange, 1923; Васильева, 1959; Томилин, 1964), а также покрова из *Pteridium aquilinum* (Wästerlund, Ingelög, 1981). Большое внимание уделялось приуроченности макромицетов к различным представителям напочвенного покрова. По наблюдениям М. Я. Зеровой (1950), *Scleroderma verrucosum* обильно плодоносит на сильно задерненных участках изреженных лесов. Р. В. Ганжа (1971) отмечает, что в сосняках злаковых урожаев *Suillus luteus* ниже, чем в зеленомошных. Указывается на более частую встречаемость *Boletus edulis* на участках с *Mianthemum bifolium*, *Nardus stricta*, *Rubus idaeus*; *Leccinum testaceoscabrum* — с *Calluna vulgaris* (Сержанина и др., 1965); *Lactarius deterrimus* — с преобладанием *Antennaria dioica* (Смирнов, 1968; Шубин, Крутов, 1979); видов родов *Collybia*, *Leotia* и *Mycena* — в местах с *Oxalis acetosella* (Бурова, 1969); *Marasmius oreades* и *Tricholoma nudum* — с *Urtica dioica* (Васильева, 1973).

Можно выделить следующие причины, определяющие приуроченность макромицетов к растениям напочвенного покрова. Живой напочвенный покров создает более благоприятные микроклиматические условия для развития макромицетов. Так, Л. Г. Буровой (1976) установлено, что в широколиственном еловом лесу сплошной покров из *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, уменьшая колебания температуры и влажности приземного слоя воздуха и верхнего слоя почвы, способствует плодоношению макромицетов, а покров из *Carex pilosa*, *Dryopteris filix-mas* ухудшает микроклиматические условия для их плодоношения. По нашим наблюдениям, в березово-сосновых насаждениях на супесчаных почвах плодоношение *Lactarius torminosus* приурочено к участкам с густым покровом из папоротника, что можно объяснить благоприятным гидротермическим режимом на поверхности почвы, создаваемым папоротником.

Другой причиной совместного роста грибов с определенными растениями напочвенного покрова являются сходные повышенные требования к содержанию элементов питания, и особенно к доступному для растений азоту. Повышенное содержание доступного азота в почве сопровождается появлением растений-нитрофилов вместе с определенными видами макромицетов, которые также следует относить к нитрофилам. В основном это грибы, распространенные в насаждениях с мягким гумусом, а именно *Agaricus arvensis*, *Clitocybe odora*, *Lactarius necator*, *Paxillus involutus*, *Phaeolepiota aurea* и *Stropharia aeruginosa*. В черничных и брусничных типах леса они встречаются там, где в результате нарушения естественных условий происходит накопление подвижных форм азота, о чем свидетельствует появление растений-нитрофилов (*Chamaenerion angustifolium*, *Urtica dioica*, *Rubus idaeus*). Часто такие растения встречаются на валах из верхнего слоя почвы около лесных дорог и в насаждениях со значительным участием в составе ольхи серой. Среди них можно найти и указанные ранее грибы-нитрофилы. Плодоношение грибов-нитрофилов можно вызвать внесением азотсодержащих удобрений (Шубин и др., 1977а, 1977б). К грибам-нитрофилам следует отнести и *Gyromitra esculenta*, обильно плодоносящего на свежих вырубках в период разложения лесной подстилки и мелких порубочных остатков и, видимо, также требовательного к содержанию элементов

питания, в том числе азота. В сомкнутом сосняке брусничном II класса возраста плодоношение *G. esculenta* отмечено нами на делянках с ежегодным внесением азота или полного удобрения. Требовательность к содержанию азота объясняет наблюдаемую нами приуроченность *G. esculenta* к *Lupinus polyphyllus*, с которым он встречается даже среди густого травяного покрова.

Отрицательная или положительная связь макромицетов с растениями может определяться непосредственным влиянием растений через корневые выделения или образуемыми при разложении опада веществами, изменяющими условия развития мицелия. По исследованиям З. Э. Беккер и И. В. Янгуловой (1960), корневые выделения папоротника стимулируют развитие в ризосфере микромицетов, тогда как выделения грушанки угнетают их. Возможно, аналогичное воздействие эти растения оказывают на мицелий макромицетов. Наши наблюдения в ельнике приручейном на участках с преобладанием *Pyrola rotundifolia* также подтвердили отрицательное ее влияние. По исследованиям Т. Ю. Толпышевой (1979), на Кольском полуострове в слое 0—2 см под лишайниками число микромицетов в 1.5—2.5 раза меньше, чем в почве под кустарничками.

Воздействие живого напочвенного покрова на макромицеты усиливается в результате некоторых видов хозяйственной деятельности человека в лесу. Сильное разреживание полога при уходе за лесом, выборочных или сплошных рубках вызывает смену напочвенного покрова. Особенно заметное отрицательное влияние на макромицеты оказывают злаки — *Calamagrostis arundinaceae* и *Deschampsia flexuosa* (Шубин и др., 1976; Шубин, 1983а), развитие которых на вырубках сопровождается увеличением численности в почве бактерий и уменьшением количества микроскопических грибов (Шубин, Данилевич, 1965).

Исследования, выполненные в 40 местообитаниях Англии и Южного Уэльса, также показали наличие отрицательной связи между покровом из злаков и содержанием в почве грибов, хотя для всех остальных сосудистых растений эта связь была положительной (Newman et al., 1981).

Отрицательное влияние злаков в большей степени проявляется на сапротрофных, чем на микоризных макромицетах. По-видимому, в симбиозе с растением микоризные грибы, находясь в своей экологической нише, более устойчивы к отрицательному влиянию напочвенного покрова, причем это зависит от размеров и состояния растения-симбионта. Поэтому в период формирования молодняков сосны на злаковых вырубках не плодоносят *Suillus bovinus*, *S. luteus* и *S. variegatus*, но эти же грибы обычны в сосняках II класса возраста среди травяного покрова. То есть по мере смыкания крон при формировании древостоя появление грибов-симбионтов обеспечивается не только за счет изреживания злаков, но и в результате повышения конкурентной способности микоризных грибов по отношению к ним (Шубин, 1983а).

Напочвенный покров может оказывать аллелопатическое влияние на макромицеты. Установлено, что микоризные грибы различаются по реакции на корневые выделения и вытяжки из опада лесных растений (Melin, 1946). Значительное число работ, посвященных исследованиям влияния на микромицеты корневых выделений и продуктов разложения опада высших растений, появилось в связи с изучением причин слабого микоризообразования у древесных пород. Отмечено, что при доминировании в напочвенном покрове *Calluna vulgaris* наблюдается ослабление микоризообразования у сосны (Handley, 1963) и особенно у березы и ели (Robinson, 1972). В опытах Левисон (Levisohn, 1956) вытяжки из грубого гумуса верещатников прекращали рост на питательной среде мицелия всех испытанных микоризных грибов, за исключением *Leccinum scabrum*. Высокая устойчивость *L. scabrum* к вытяжкам из гумуса верещатников была подтверждена Харли (Harley, 1963), по мнению которого это свойство обеспечивает доминирование *L. scabrum* в березняках вересковых. Робинсон (Robinson, 1972) показал, что рост микоризных грибов подавляется

корневыми выделениями *Calluna vulgaris*, но синтезируют ли эти вещества корни растений или эндомикоризный гриб *C. vulgaris*, установлено не было.

Фунгистатическое влияние *Calluna vulgaris* сильнее проявлялось в кислой среде. В порядке возрастания ингибирующего действия выделений *C. vulgaris* испытанные макромицеты располагаются в следующей последовательности: *Hypholoma fasciculare*, *Leccinum scabrum*, *Macrolepiota rhacodes*, *Amanita muscaria*, *Suillus luteus* и *S. granulatus*.

В опытах Брауна и Микола (Brown, Mikola, 1974) вытяжки из лишайников ингибировали рост мицелия в порядке возрастания действия *Collybia dryophyla*, *Macrolepiota procera*, *Paxillus involutus*, а вытяжки из гумуса из-под лишайников наиболее сильно подавляли мицелий *P. involutus*. Вытяжки из лишайников и гумуса не оказали отрицательного влияния на рост мицелия *Collybia butyracea* и *Suillus luteus*. Рост мицелия *S. variegatus* подавляется вытяжками из *Cladonia alpestris*, но стимулировался вытяжками из *Cladonia rangiferina*. Наибольшим ингибирующим действием на мицелий микоризных макромицетов обладали водные вытяжки из *C. alpestris*. По данным Голднер (Goldner, 1986), ацетоновые и толуоловые вытяжки из *C. cristata* угнетали в культуре рост мицелия *Pisolithus tinctorius*, *Thelephora terrestris* и *Suillus luteus* и не влияли на мицелий *Cenococcum graniforme*.

В таежных лесах на участках с покровом из зеленых мхов встречаются многие виды сапротрофных и микоризных макромицетов. Лабораторными и полевыми опытами установлено стимулирующее влияние зеленых мхов на микоризообразование у сеянцев сосны (Kilbertus, Mangenot, 1972). По-видимому, это обусловлено положительным воздействием мхов на физические свойства почвы, так как непосредственный контакт корешков с мхом ослаблял микоризообразование.

Обильное формирование микориз у сеянцев хвойных пород рассматривается так же, как защита их корней от фитотоксинов орляка (*Pteridium aquilinum*), обеспечивающая успешный рост деревьев на лесных площадях, заросших им (Acsal, Largent, 1983). Поэтому изучение микоризных макромицетов в составе фитоценозов с растениями, обладающими сильными и аллелопатическими свойствами, имеет практическое значение для лесовосстановления.

С другой стороны, мицелий макромицетов воздействует на развитие напочвенного покрова, что особенно выражено у грибов, образующих «ведьмины круги». По характеру их влияния Шантиц и Пимейзель (по: Дармолатова, 1922) выделили три типа «ведьминых кругов»: 1) угнетающие рост растений; 2) стимулирующие его и 3) не оказывающие существенного влияния на рост растений (по: Дармолатова, 1922). Подавление растений наиболее сильно проявляется в местах концентрации грибницы у поверхности почвы. При этом основными причинами подавления роста растений считаются иссушение почвы мицелием и высокая концентрация аммиака в зоне грибницы (Molliard, 1910). А. Торев и И. Запрянов (1970) показали, что макромицеты выделяют физиологически активные вещества, которые при высокой концентрации подавляют, а при низкой стимулируют рост растений. Отмирание напочвенного покрова в очагах распространения мицелия *Marasmius oreades* является также результатом поражения грибом корней растений (Zwatz, 1973).

Воздействие макромицетов на напочвенный покров в лесу пока мало изучено. Е. В. Дрогостайская (1949) установила, что образование в живом напочвенном покрове «плешин» диаметром до 40 м связано с жизнедеятельностью *Russula delica*. В местах скопления грибницы напочвенный покров и подрост сосны отмирают, но развиваются новые растения, которые отнесены данным автором к микофилам. Однако Л. Н. Васильева (1973) считает эти растения ксерофитами, которые появляются вследствие иссушения почвы мицелием.

По нашим наблюдениям, в местах массового развития *Cantharellus cibarius* на возобновляющихся вейниковых вырубках ослабляется рост *Calamagrostis*



Рис. 6. Слабое развитие кустарничков и мхов на месте обильного плодоношения *Cantharellus cibarius* около березы в березово-сосновом молодняке.

arundinacea и появляется *Vaccinium vitis-idaea*. Слабое развитие напочвенного покрова в очагах плодоношения *Cantharellus cibarius* отмечено также в сосняках брусничных II класса возраста (рис. 6).

В 60-х годах обильное развитие мицелия в почве (по-японски — «широ») изучалось в Японии. Основное внимание уделялось *Tricholoma matsutake* — микоризообразователю многих видов хвойных пород. Исследовались распространение мицелия по профилю почвы, скорость роста, микрофлора внутри и вне «широ», влияние на мицелий рубки и других видов хозяйственной деятельности, особенности строения микориз у разных древесных пород. Показано, что в сосновых лесах Японии площадь, занимаемая «широ», в 70-е годы уменьшилась вследствие вытаптывания почвы во время сбора хвороста и подстилки на топливо. Отмечено пересыхание почвы под воздействием макромицетов, так как их мицелий, обладая более высоким осмотическим давлением, способен высушивать почву до такой степени, что вода становится недоступной для высших растений (Ogawa, 1977).

О косвенном влиянии макромицетов на развитие напочвенного покрова свидетельствует и изменение физических свойств почвы. Как отмечает Бонд (Bond, 1964), выделяемые макромицетами продукты метаболизма обволакивают почвенные частицы непроницаемой пленкой. В результате создаются участки почвы с повышенной водоотталкивающей способностью, на которых из-за неблагоприятного водного режима затруднен рост растений.

Таким образом, между макромицетами и растениями живого напочвенного покрова складываются разнообразные прямые и косвенные связи, изучение которых необходимо для целенаправленного формирования биоценозов.

Приуроченность макромицетов к доминирующим в покрове растениям может быть обусловлена созданием ими более благоприятных гидротермических условий на поверхности и в верхнем слое почвы, сходной требовательностью к плодородию почвы, и особенно к содержанию азота. Последнее позволяет использовать макромицеты-нитрофилы в качестве индикаторов на увеличение в почве доступных соединений азота. Со своей стороны при обильном развитии

мицелия макромицеты могут ограничивать развитие напочвенного покрова до полного подавления его. Поэтому многие макромицеты, в том числе ценные съедобные виды, чаще плодоносят на участках, где живой напочвенный покров развит слабо или отсутствует.

Влияние огня на плодоношение макромицетов

В формировании лесов таежной зоны существенное значение имеют лесные пожары (Мелехов, 1960). Влияние огня на леса проявлялось еще в доисторический период при возникновении пожаров от молний. Огонь считается важным экологическим фактором формирования лесных биогеоценозов и в настоящее время. М. Е. Ткаченко одним из первых указал на то, что пожары обеспечивают сохранность сосняков в их конкуренции с другими древесными породами. Согласно исследованиям О. А. Неволлина (1969), наиболее продуктивные сосняки европейского Севера сформировались благодаря пожарам. Огонь широко используется лесоводами при восстановлении сосняков. Так, сплошные палы применяются в Финляндии после проведения рубок главного пользования для уничтожения патогенных грибов, улучшения условий для появления самосева. По исследованиям И. С. Мелехова (1960), сплошные палы в зеленомошных типах леса улучшают лесовозобновление. О. А. Неволлин (1969) считает, что для успешного восстановления высокопродуктивных сосняков Севера необходимо упорядочить огневую очистку лесосек и разрешить применение контролируемых палов. Следует подчеркнуть, что с начала промышленной заготовки древесины основным способом очистки лесосек является огневой. В местах сжигания порубочных остатков (кострищах) создавались благоприятные условия для появления и роста самосева древесных пород. Поэтому огневую очистку лесосек там, где она разрешается, относят и к лесовосстановительным мероприятиям. Кострища используют под посевные или посадочные места при лесокультурных работах.

Есть основание считать, что с оснащением лесного хозяйства таежной зоны высокоэффективными средствами тушения пожаров будут созданы условия для широкого применения целевых палов и огневой подготовки почвы в лесах с грубогумусной подстилкой.

Из сказанного следует, что в лесах таежной зоны огонь как экологический фактор будет иметь большое значение и в перспективе. Отсюда важность изучения его влияния на экологию макромицетов.

Положительное влияние огня на появление грибов было замечено человеком давно. Так, в Византийской сельскохозяйственной энциклопедии X в. в качестве единственного средства вызывать появление грибов на почве советовалось: «...собери сухого хвороста и всего, что легко загорается, и когда увидишь, что небо покрылось тучами и надвигается дождь, подожги... грибы пойдут сами собой» (с. 231).¹

Данные о влиянии огня на плодоношение макромицетов в лесах таежной зоны малочисленны (Смирнов, 1968; Шубин, 1973, 1986). Непосредственное отношение к этому вопросу имеют исследования по влиянию пожаров на микоризообразование (Mikola et al., 1964; Шубин, 1973).

Огонь может непосредственно воздействовать на плодоношение макромицетов, уничтожая мицелий и микоризы древесных растений, расположенные в лесной подстилке, а иногда и в верхнем минеральном слое. Косвенное влияние огня более разнообразно, так как проявляется через изменения, которые он вызывает в физико-химических и биологических свойствах почвы, а также в фитоценозе, в напочвенном покрове и древесном ярусе.

¹ Геопоника. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1960. 375 с.

Влияние огня на макромицеты в различных типах леса проявляется неодинаково. В сосняках лишайниковых и вересковых пожары уничтожают напочвенный покров и значительную часть подстилки, в которой сосредоточен мицелий макромицетов. В результате ослабляется или прекращается плодоношение сапротрофов и части микоризных грибов. Наблюдаемое при этом ухудшение гидротермического режима верхнего слоя почвы ослабляет плодоношение грибов, мицелий которых расположен в минеральных горизонтах почвы, в том числе *Boletus edulis*, *Laccaria laccata*, *Gyromitra esculenta*, *Peziza badia*, *Thelephora terrestris*.

В сосняках брусничных сплошной пал уничтожает только часть лесной подстилки, что приводит к появлению в покрове вереска, улучшению прогревания почвы и обогащению ее подвижными формами азота, фосфора и калия. Ослабляется плодоношение сапротрофов, а из микоризных грибов — представителей родов *Cortinarius*, *Dermocybe*. Усиливается плодоношение микоризных грибов — *Boletus edulis*, *Laccaria laccata*, *Lactarius deliciosus*, *L. pubescens*, *L. resimus*, *L. rufus*, *Suillus bovinus*, *S. luteus*, сапротрофов — *Gyromitra esculenta* и *Hypholoma fasciculare*, а из ксилотрофов — *Armillariella mellea*.

Отрицательное влияние пожаров на макромицеты в большей степени проявляется в северной подзоне тайги, чем в средней. При повторных палах, уничтожающих оставшуюся часть подстилки, часто наблюдаются ветровая и водная эрозии почвы. На таких участках с сосной и березой, где часть верхнего слоя почвы отсутствует и обнажены горизонтальные корни, доминирует *Laccaria laccata*, встречается *Xerocomus subtomentosus*.

В сосняках черничных лесные пожары приводят к гибели тонкомера сосны, лиственных пород и ели. Изреживание древесного полога, появление в покрове *Calluna vulgaris* и обогащение почвы элементами питания стимулируют плодоношение микоризных грибов, характерных для пройденных пожаром сосняков брусничных, а также сапротрофа *Morchella conica*.

А. В. Смирнов (1968) указывает, что в разреженных сосняках Средней Сибири после беглых лесных пожаров белые грибы появляются на следующий год, а иногда и в год пожара. Аналогичный случай наблюдался нами в южной части Карелии, когда после пожара летом 1980 г. в сосняке черничном IV класса возраста на следующий год в конце мая обильно плодоносил *Boletus edulis*, а в августе—сентябре — *Suillus bovinus*, *S. luteus*, *Boletus edulis*.

В сосняках кисличных сплошные палы уничтожают значительную часть подстилки, а в древостое — и лиственные породы. Усиленно развиваются травянистые растения, и плодоношение большинства макромицетов прекращается. В первые годы после пала отмечено плодоношение *Paxillus involutus*.

После рубки древостоя отрицательное влияние пожаров на плодоношение макромицетов в пределах одного типа леса усиливается, так как огнем уничтожаются подрост и тонкомерные деревья, в результате чего поверхность почвы открыта воздействию солнца и ветра. Наиболее неблагоприятные условия для макромицетов создаются после пожаров на вырубках из-под сосняков лишайниковых и вересковых. При этом уничтожается большая часть лесной подстилки, где сосредоточена основная масса мицелия. Верхний обедненный слой почвы быстро пересыхает, что препятствует появлению самосева сосны и развитию растений напочвенного покрова. В последующие годы накопление в почве органического вещества происходит медленно и восстановление леса растягивается на десятки лет (в северной подзоне тайги). На таких вырубках встречаются *Rhizina undulata* и *Thelephora terrestris*. По мере возобновления сосны появляются *Laccaria laccata*, *Lactarius rufus* и *Xerocomus subtomentosus*.

По-видимому, обогащение состава макромицетов происходит за счет сохранившегося в почве, особенно в органических включениях, мицелия, а также заноса спор. В опытах Робертсона (Robertson, 1954) показано, что налет спор

в сосуды со стерильной почвой вызывал локальное развитие мицелия микоризных грибов у корней сеянцев сосны. По нашим наблюдениям, на рассматриваемых вырубках особенно выражено неравномерное (очагами) образование микориз по корневой системе сеянцев сосны. Такая особенность микоризообразования свидетельствует о низком содержании микоризных грибов в минеральном слое почвы и важной роли спор в формировании состава макромицетов. *Thelephora terrestris* обычен во всех сосняках, включая избыточно увлажненные торфяные почвы, что обеспечивает распространение спор в лесных условиях. В наших вегетационных опытах с использованием стерильного субстрата и посева стерильных семян сосны *T. terrestris* появляется осенью первого года и на второй год может покрывать значительную часть поверхности почвы в сосудах.

На вырубках из-под сосняков брусничных влияние пожара на плодоношение макромицетов проявляется в меньшей степени, чем в предыдущем типе леса. Численность микроорганизмов в почве сохраняется на высоком уровне, чему способствует развитие *Calluna vulgaris* и позднее *Vaccinium vitis-idaea*. Отчетливо выражено перемещение биологической активности вниз по профилю почвы, чаще в верхнюю часть иллювиального горизонта. Такая же особенность в расположении микориз наблюдается у молодых экземпляров сосны (Шубин, 1973). Однако в сохранившейся лесной подстилке, сильно пересыхающей в летний период, видимый мицелий шляпочных грибов отсутствует. В почве до глубины 0.6 м встречаются зеленые тяжи *Xerocomus subtomentosus*. Замечено их скопление на поверхности крупных камней и в гниющих корнях древесных растений. Нередко тяжи распространяются вдоль горизонтальных корней березы, на которых встречаются микоризы зеленого цвета. Микоризы, образованные *X. subtomentosus*, встречаются у самосева и в культурах сосны. В первые 3 года наблюдается плодоношение *Armillariella mellea*, *Gyromitra esculenta*, *Laccaria laccata*, *Lactarius rufus*, *Rhizina undulata*, *Thelephora terrestris* и *Xerocomus subtomentosus*.

На Кольском полуострове для таких вырубок характерно доминирование *Lactarius rufus* (табл. 3).

На вырубках из-под сосняков и ельников черничных и кисличных сплошные палы сопровождаются формированием кипрейно-паловых вырубков вместо злаковых и злаково-широколиственных. Условия для плодоношения макромицетов ухудшаются за счет уничтожения древесных растений, обогащения почвы эле-

Т а б л и ц а 3

Численность макромицетов в результате воздействия пала в формирующихся сосновых молодняках северной подзоны тайги

Вид гриба	Число (шт./га) грибов в типах леса			
	лишайниковом		черничном	
	без пала	пройден палом	без пала	пройден палом
<i>Dermocybe cinnamomea</i>	18			
<i>Laccaria laccata</i>	243	4	109	123
<i>Lactarius rufus</i>	18	174	8	3
<i>L. vietus</i>		—	12	
<i>Leccinum testaceoscabrum</i>	—	—	4	
<i>Paxillus involutus</i>	—	—	68	
<i>Russula</i> sp.	—	—	7	
<i>Suillus bovinus</i>	—	—	—	12
<i>S. luteus</i>	—	—	—	3
<i>Thelephora terrestris</i>	18	—	129	
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	—	7	7	
Всего	297	185	344	141

ментами питания и увеличения численности бактерий. На таких вырубках в первые годы появляются *Armillariella mellea*, *Rhizina undulata*, *Gyromitra esculenta* и *Thelephora terrestris*, а с ростом древесных растений — *Inocybe lacera* и *Laccaria laccata*. На Кольском полуострове изменения экологической среды после сплошной рубки в черничных типах леса выражены слабее, чем в средней подзоне тайги. Поэтому уже в первые 3 года на таких вырубках, пройденных сплошным палом, встречаются *Armillariella mellea* (в год с теплым летом), *Hypholoma fasciculare*, *Laccaria laccata*, *Lactarius rufus*, *Rhizina undulata*, *Suillus bovinus*, *S. granulatus* и *Thelephora terrestris*. На 5-й год обнаружены также *Lactarius pubescens*, *Lessinum scabrum*, *L. testaceoscabrum* и *Russula* sp., а среди поросли осины — *Leccinum aurantiacum*. Особенностью паловых вырубок Заполярья является раннее (в первые 5 лет) плодоношение видов родов *Lactarius*, *Leccinum*, *Suillus* и *Russula*. В средней подзоне тайги на паловых вырубках из-под черничного типа леса представители этих родов обычно появляются в молодняках старше 10 лет.

Во всех типах леса с дренированными почвами сильное влияние огня на плодоношение макромицетов проявляется на участках сжигания порубочных остатков (кострищах) при проведении главных рубок и рубок ухода, а также на местах разводимых человеком костров.

В сосняках лишайниковых и вересковых порубочные остатки должны оставаться в кучках на перегнивание. Однако нередко их сжигают, и при этом сгорают вся подстилка и органическое вещество в поверхностном слое почвы. Кострища долго не зарастают растениями, а грибы на них отсутствуют. В сосняках брусничных также можно наблюдать сжигание порубочных остатков, хотя по правилам допускается только безогневая очистка. В этих условиях отрицательное воздействие огня на почву слабее. В первые же годы кострища заселяются самосевом сосны, березы, а в дальнейшем наблюдается плодоношение *Laccaria laccata*, *Lactarius pubescens*, *Russula delica*, *Thelephora terrestris*, а из немикоризных — *Rhizina undulata*. В сосняках и ельниках черничных на кострищах появляется самосев лиственных пород, а из макромицетов — виды, указанные для кострищ в сосняке брусничном, а также *Paxillus involutus*. Последний обычен на кострищах в сосняках и ельниках кисличных.

Значение экспозиции склона для плодоношения макромицетов

Для Карельской АССР и Мурманской области характерен грядовой ландшафт северо-западной ориентировки. Преобладающие северо-восточные и юго-западные склоны различаются по гидротермическому режиму поверхности почвы, что обуславливает специфику развития растений и почвообразовательного процесса. Нами проводились наблюдения за составом макромицетов на склонах оза с опытными культурами сосны, ели и лиственницы, созданными посадкой по необработанной почве весной 1963 г. Смешание пород рядовое. Состав 4СЗЕ2Лц1Б.

На юго-западном склоне после рубки древостоя прошел сплошной пал, уничтоживший большую часть лесной подстилки. Почвы пятнисто-подзолистые песчаные на песчаной, сильно каменистой морене. Толщина лесной подстилки на северо-восточном склоне 2—6, а на юго-западном — 0—2 см. Горизонт А₂ из отбеленных минеральных частиц. Иллювиальные горизонты до 25—40 см, неоднородные по цвету — на фоне охристого и желтого встречаются более светлые и темные пятна. В почве обоих склонов имеются следы пожаров в виде углей.

При осмотре участков в середине мая 1964 г. на юго-западном склоне были обнаружены карпофоры *Gyromitra esculenta*. На северо-западном склоне в это время почва под подстилкой еще не оттаяла.

Макромицеты в 20-летних сосново-елово-лиственничных культурах на склонах различной экспозиции (учеты 1983—1985 гг.)

Вид гриба	Число (шт./га) грибов	
	северо-восточный склон	юго-западный склон
<i>Amanita muscaria</i>	—	1985 (2)
<i>Boletus edulis</i>	60 (1)	30 (1)
<i>Chroogomphus rutilus</i>	30 (1)	40 (1)
<i>Cortinarius armillatus</i>	1125 (2)	
<i>C. collinitus</i>	60 (1)	
<i>C. pholideus</i>	1515 (2)	
<i>C. spp.</i>	1050 (3)	285 (3)
<i>Dermocybe cinnamomea</i>	180 (2)	1450 (3)
<i>D. sanguinea</i>	—	165 (1)
<i>D. semisanguinea</i>	2940 (3)	2630 (3)
<i>Gomphidius roseus</i>	—	15 (1)
<i>Laccaria laccata</i>	—	230 (3)
<i>Lactarius flexuosus</i>	45 (2)	
<i>L. rufus</i>	75 (3)	3315 (3)
<i>L. torminosus</i>	105 (2)	135 (1)
<i>L. vietus</i>	1290 (2)	75 (1)
<i>Leccinum scabrum</i>	225 (3)	550 (3)
<i>L. testaceosabrum</i>	330 (1)	180 (2)
<i>Paxillus involutus</i>	225 (2)	15 (1)
<i>Russula fragilis</i>	30 (1)	45 (1)
<i>R. vinosa</i>	435 (3)	195 (3)
<i>Suillus bovinus</i>	180 (1)	1825 (2)
<i>S. grevillei</i>	15 (1)	205 (2)
<i>S. luteus</i>	—	925 (3)
<i>S. piperatus</i>	—	40 (1)
<i>S. variegatus</i>	105 (1)	350 (2)

П р и м е ч а н и е. В скобках — встречаемость вида (лет) из 3 лет наблюдений.

Учеты макромицетов в период их основного плодоношения выполнены в 1968, 1983, 1984 и 1985 гг.

В 1968 г. на северо-восточном склоне встречены *Laccaria laccata* (225 шт./га) и *Paxillus involutus* (150 шт./га), а на юго-западном — *Hygrophoropsis aurantiaca* (15), *Laccaria laccata* (45), *Leccinum scabrum* (60) и *Suillus grevillei* (15 шт./га). У большинства видов карпофоры обнаружены в верхней части склона, и только у *Paxillus involutus* — в нижней.

Видовой состав макромицетов в 1983—1985 гг. оказался значительно богаче, и преобладали микоризные грибы (табл. 4). Кроме микоризных грибов, в небольших количествах (15—60 шт./га) на северо-западном склоне встречены *Collybia butyracea*, *C. clavipes* и *Lycoperdon perlatum*, а на юго-западном — *Marasmius scorodonius* и *Tricholomopsis rutilans*. На обоих склонах отмечены *Armillariella mellea* и *Cystoderma granulosum*.

По числу видов сравниваемые склоны мало различаются, но численность карпофоров на юго-западном склоне в 1.5 раза выше. Имеются различия и в составе макромицетов. На обоих склонах встречены *Boletus edulis*, *Dermocybe cinnamomea*, *D. semisanguinea*, *Paxillus involutus* и виды родов *Lactarius* (кроме *L. flexuosus*), *Leccinum*, *Russula*, *Suillus* (кроме *S. luteus*). Только на северо-восточном склоне обнаружены *Cortinarius armillatus*, *C. collinitus*, *C. pholideus* и *Lactarius flexuosus*, а только на юго-западном склоне — *Amanita muscaria*, *Dermocybe sanguinea*, *Gomphidius roseus*, *Laccaria laccata* и *Suillus luteus*. На северо-восточном склоне преобладали *Lactarius vietus* и *Paxillus involutus*, а на юго-

западном — *Dermocybe cinnamomea*, *Lactarius rufus*, *Suillus bovinus*, *S. grevillei* и *S. variegatus*.

Поскольку состав и возраст древостоев на обоих склонах одинаковые, то различия в плодоношении макромицетов обусловлены особенностями почвы и экологией вида гриба. В последнем случае большое значение имеет характер распространения мицелия и микориз в лесной подстилке или в минеральном горизонте, а также конкурентная способность. Сочетание этих особенностей и определяет встречаемость и доминирование видов на разных склонах.

Так, у многочисленных на северо-восточном склоне *Cortinarius armillatus*, *C. pholideus* и *Lactarius vietus* мицелий обычно развивается в грубой лесной подстилке. *L. vietus* часто встречается также на гнилой древесине и торфяных почвах. Наиболее распространенные на юго-западном склоне *Amanita muscaria*, *Dermocybe cinnamomea*, *Lactarius rufus*, *Suillus bovinus* и *S. luteus* обычны на почвах с маломощной лесной подстилкой и на обнаженных минеральных горизонтах почвы. Из них только *Lactarius rufus* часто встречается на гнилой древесине и торфяных почвах, и слабое его плодоношение на северо-восточном склоне, очевидно, вызвано сильной конкуренцией со стороны микоризных грибов. Этим можно объяснить и отсутствие на северо-восточном склоне *Laccaria laccata*, экология которого очень сходна с экологией *L. rufus*. Способностью к росту на органическом и минеральном субстратах обладает *Dermocybe semisanquinea*, многочисленный на обоих склонах. По-видимому, этому виду свойственна высокая активность в различных условиях.

К верхней части склонов приурочены *Leccinum scabrum*, *Lactarius rufus* и *Suillus variegatus*, к средней — *Lactarius flexuosus*, *Suillus luteus* и большинство видов рода *Cortinarius*. Равномерно по юго-западному склону размещались карпофоры *Amanita muscaria*. У остальных видов карпофоры встречались на различных частях склонов.

Среди доминирующих микоризных грибов имеются виды, связанные как с одной древесной породой, так и с двумя и большим числом симбионтов. Отсутствует зависимость между числом связей грибов с растениями и их плодоношением.

Наличие в составе древостоя лиственницы вызвало появление только с нею связанного *Suillus grevillei*, который был обнаружен на пятый год после закладки культур. Карпофоры появляются очагами, и чаще в верхней части склона и на вершине оза. При этом они обнаружены на расстоянии до 5 м от ряда лиственницы, что свидетельствует о распространении корней лиственницы через соседние 2 ряда из сосны и ели.

Активность микоризных грибов на вырубках в период лесовозобновления выше на северных и северо-восточных склонах, что подтверждают данные об интенсивности микоризообразования у сеянцев сосны (Шубин, 1973). Особенно неблагоприятные условия для микоризных грибов создаются на вырубках с песчаными почвами, расположенными на южных склонах и пройденных сплошным палом. На таких вырубках микоризы у сеянцев формируются на отдельных участках корневой системы, что указывает на очаговое размещение мицелия микоризных грибов в поверхностном слое почвы. Из микоризных грибов встречаются *Inocybe lacera*, *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris* и редко *Xerocomus subtomentosus*.

Макромицеты лесных опушек

Вдоль границы леса создаются характерные для открытых мест световой, температурный и воздушный режимы, а преобладание в напочвенном покрове нелесных растений обуславливает сочетание подзолистого и дернового типов почвообразования. На пахотных сельскохозяйственных почвах к этому

добавляется влияние обработки почвы, внесения удобрений и севооборотов.

По исследованиям Л. Г. Буровой (1974, 1986), основной причиной «выхода» микоризных грибов на лесные опушки является реакция деревьев на изменение условий их обитания (освещение, снабжение элементами минерального питания, повреждения корней деревьев и др.).

Лесные опушки также зона распространения микоризных грибов. Э. Л. Нездойминого (1971) указывает, что кедровый стланик — *Pinus pumila* обеспечивает проникновение в гольцы микоризных грибов *Lactarius rufus*, *Russula decolorans*, *R. paludosa*, *Tricholoma terreum* и других, которые распространены в таежных лесах с *Pinus sibirica* и *P. silvestris*. В свою очередь микоризные грибы лесных опушек способствуют закреплению древесных растений и расширению границы леса. Такое положительное влияние их осуществляется через ограничение развития травянистых растений, стимулирование прорастания семян и улучшение условий приживаемости и роста всходов древесных растений.

В течение 1981—1987 гг. мы провели наблюдения за появлением грибов по краю окультуренного луга. Стена леса представлена березняками и сосняками зеленомошной группы. Почва — подзол гумусово-железистый супесчаный. Обнаружено 18 видов микоризных грибов (табл. 5). Ежегодно отмечено плодоношение *Inocybe lacera*, *Hygrophorus hypothecijus*, *Laccaria laccata*, *Leccinum scabrum* и *Suillus luteus*. В течение 1—3 лет в период наблюдений встречены *Boletus edulis*, *Gomphidius roseus*, *Lactarius necator*, *L. pubescens* и *L. torminosus*. Интересно отметить, что *Gomphidius roseus* встречен только среди группы *Suillus bovinus*. Это подтверждает вывод о наличии среди этих видов симбиотических взаимоотношений (Шубин, Крутов, 1979).

Карпофоры большинства видов появляются в полосе до 3 м, но у видов рода *Suillus* расстояние от стены леса до карпофоров увеличивается до 5—7 м. Такое удаление от стены леса видов с довольно крупными карпофорами нельзя объяснить ни наличием 1—3-летнего самосева древесных пород на окультуренной части, ни распространением корней. Для выяснения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Плодоношение видов рода *Leccinum* и *Suillus* в июне вдоль южной границы поля начинается на 5—10 дней раньше, чем под пологом леса, что связано с лучшей прогреваемостью почвы, обеспечивающей более раннее развитие корней древесных растений и мицелия грибов.

На поле с овсом, расположенном в массиве березняка разнотравного V класса возраста, встречены группы *Laccaria laccata* и *Leccinum scabrum*. При этом первая борозда располагалась от леса на расстоянии около 2 м и наиболее удаленные карпофоры *Laccaria laccata* росли среди овса от края поля на 0.4 м, а *Leccinum scabrum* — 0.9 м. У основания ножки *L. scabrum* в радиусе до 15 см встречены многочисленные желтовато-белые шнуры, но не было обнаружено корней березы вблизи карпофоров.

Все рассмотренные грибы симбиотрофно связаны с сосной или березой, что обусловлено господством этих пород в стене леса. Из сапротрофов обнаружены на расстоянии до 1 м от края поля карпофоры *Marasmius scorodoni*.

Из ценных съедобных микоризных грибов наиболее выражена приуроченность к опушке леса у *Lactarius deliciosus* (Шубин, 1987). В прошлом основными угодами для заготовки *L. deliciosus* и *L. deterrimus* являлись хвойно-лиственные молодняки, расположенные вблизи сельскохозяйственных угодий, в которых периодически вырубалась часть деревьев и в результате создавались изреженные насаждения со значительными прогалинами. Площадь таких молодняков в таежной зоне резко сократилась, что является одной из причин сокращения заготовок этих видов грибов. В Вологодской области *L. deterrimus* заготавливают и около полос из ели, создаваемых для защиты дорог от снежных заносов.

Появление микоризных грибов на лесных опушках обусловлено их симбио-

Макромицеты, произрастающие на опушках леса

Вид гриба	Связь с древесными породами	Встречаемость и размещение	Максимальное расстояние от границы леса, м
<i>Amanita muscaria</i>	Б, Е, С	р. (1)	1
<i>Boletus edulis</i>	Б, Е, С	о. р. (1)	2
<i>Gomphidius roseus</i>	С	о. р. (1)	5
<i>Hygrophorus hypothecus</i>	С	нр. (3)	5
<i>Inocybe lacera</i>	Б, Ив, С	ч. (3)	3
<i>Laccaria laccata</i>	Б, Ол, Ос, С	о. ч. (3)	3
<i>Lactarius deliciosus</i>	С	о. р. (2)	3
<i>L. necator</i>	Б	о. р. (1)	1
<i>L. pubescens</i>	Б	р. (1)	1
<i>L. torminosus</i>	Б	р. (1)	1
<i>Leccinum scabrum</i>	Б	о. ч. (2)	4
<i>L. testaceoscabrum</i>	Б, Е, С	ч. (2)	1
<i>Paxillus involutus</i>	Б, Е, Ол, Ос, С	р. (2)	1
<i>Suillus bovinus</i>	С	ч. (3)	5
<i>S. granulatus</i>	С	ч. (3)	5
<i>S. luteus</i>	С	о. ч. (3)	7
<i>S. variegatus</i>	С	ч. (2)	3
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	Б, С	ч. (2)	2

Примечание. Встречаемость: о. р. — очень редко, р. — редко, нр. — нередко, ч. — часто, о. ч. — очень часто. Размещение (цифры в скобках): 1 — единично (до 3 карпофоров); 2 — группами от 3 до 10 экземпляров; 3 — группами более 10 экземпляров на 1 м². Б, Е, Ив, Ол, Ос, С — береза, ель, ива, ольха, осина, сосна соответственно.

трофной связью с древесными растениями. Вместе с тем у наиболее распространенных видов грибов, по-видимому, существуют биологические особенности, обеспечивающие им преимущества перед другими видами микоризных грибов в осуществлении симбиоза с древесными растениями на границе с нелесными условиями. Изучение этих особенностей представляет интерес для разработки приемов микоризации и создания лесных плантаций ценных видов грибов.

Макромицеты у дорог

Проходящие через лесные массивы дороги вносят существенные изменения в лесные экосистемы. Наиболее наглядным является нарушение дорогами естественных стоков, в результате чего на прилегающих участках повышается уровень грунтовых вод, вызывающий ухудшение роста или гибель древостоев. При этом ослабляется или прекращается плодоношение сапротрофных и микоризных макромицетов. Строительство и эксплуатация дорог, особенности режима ведения лесного хозяйства в придорожных защитных лесных полосах оказывают прямое и косвенное влияние на состав и плодоношение макромицетов. Имеются указания на увеличение количества грибов вблизи дорог (Шубин, 1965; Нездоймино, 1968; Миловидова и др., 1976), а также приуроченности к ним некоторых видов грибов (Булах, 1977). Однако специальных исследований по этому вопросу нет. Изучение его необходимо для комплексной оценки влияния дорог на лесную экосистему. Важность такой оценки вытекает из многих отрицательных последствий, выявленных от неограниченного строительства лесных дорог. Кроме того, имеются предложения, что проекты и планы лесных дорог должны всесторонне обсуждаться и контролироваться (Benes, 1975).

Передвижение человека в лесу сопровождается появлением сети тропинок и дорожек. Изреживание или уничтожение живого напочвенного покрова на тро-

пинках, дорожках и около них способствует плодоношению большинства макромицетов (Нездоймино, 1968; Бурова, 1986). По нашим наблюдениям, на тропинках в лесах с песчаными и супесчаными почвами в годы с засушливым летом макромицеты плодоносят раньше, что объясняется улучшением капиллярного поднятия воды в уплотненном слое. Так, в первой декаде августа 1984 г. *Lactarius resimus* рос группами непосредственно на тропинке или рядом с ней в сосново-березовом молодняке. В отдалении от тропы были обнаружены единичные экземпляры карпофоров *L. resimus*.

Влияние автотранспорта на плодоношение макромицетов проявляется уже после нескольких проездов с образованием заметной дорожной колеи и нарушением растительного покрова. Чем беднее почва и севернее район наблюдений, тем дольше сохраняется последствие такой временной дороги.

В качестве примера можно привести результаты учета грибов в сосняке брусничном III класса возраста в северной подзоне тайги (Мурманская область). Состав древостоя 6С2Е2Б, полнота 0.4, высота средняя 14 м, диаметр 18 см. На дороге и рядом на расстоянии 1 м от колеи собрано в 4 раза больше карпофоров, чем на целине, расположенной в 10 м от дороги (табл. 6). Богаче и видовой состав макромицетов. Положительное влияние дороги можно объяснить нарушением покрова и улучшением водного режима песчаной почвы. Карпофоры появились на колесах и между ними.

При строительстве лесных дорог снимается и перемещается в сторону верхний почвенный слой и вдоль дорог образуются валы из лесной подстилки и минеральных горизонтов. Рядом с проезжей частью на расстоянии 5—20 м создаются противопожарные полосы шириной до 1—1.5 м, представляющие обнажения минеральных горизонтов, лишенных органического материала. Периодически они подновляются. На таких полосах макромицеты появляются раньше, чем на целинных участках леса. В сосняках на противопожарных полосах встречаются *Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *Inocybe lacera*, *Laccaria laccata*, *Thelephora terrestris*, виды рода *Suillus* и *Xerocomus subtomentosus*. При прокладке противопожарных полос плугом около пластов часто появляется *Paxillus involutus*. Эти же виды плодоносят на различного рода отложениях минеральных горизонтов почвы, образовавшихся при ремонте дорог. Так, мы наблюдали стабильное плодоношение *Boletus edulis* в течение 4—6 лет на стенках и дне (до глубины 1 м) траншеи, вырытой скрепером около дороги в сосняке

Т а б л и ц а 6

Численность макромицетов около лесовозной дороги
в сосняке брусничном Мурманской области (учет 20.09.72)

Вид гриба	Число (шт./га) грибов при сборе	
	в полосе дороги 5 м	в удалении от дороги
<i>Cortinarius collinitus</i>	66	
<i>C. mucosus</i>	66	165
<i>Cortinarius</i> spp.	594	66
<i>Dermocybe cinnamomea</i>	726	
<i>D. semisanguinea</i>	330	99
<i>Hygrophoropsis aurantiaca</i>	99	
<i>Hypholoma fasciculare</i>	429	1056
<i>Laccaria laccata</i>	924	
<i>Lactarius rufus</i>	33	
<i>Leccinum scabrum</i>	33	
<i>Russula</i> sp.	264	
<i>Suillus granulatus</i>	1914	
<i>Stropharia hornemannii</i>	99	
Всего	5577	1386

брусничном. Плодоношение макромицетов на минеральных обнажениях ослабляется и затем прекращается по мере зарастания их мхами, кустарничками или травянистыми растениями.

Валы из органических и минеральных слоев почвы обычно богаты элементами питания, о чем свидетельствует господство на них растений-пситрофилов. На таких участках встречаются грибы, характерные для муллевых почв: *Agaricus arvensis*, *Clitocybe odora*, *Lactarius necator*, *Paxillus involutus*, *Phaelepiota aurea* и *Stropharia aeruginosa*. В литературе имеются указания о приуроченности к лесным дорогам *Agrocybe dura* (Булах, 1977) и *Phaeolepiota aurea* (Sperdin, 1970; Булах, 1977).

При строительстве дорог с твердым покрытием и с повышением их класса возрастает ширина примыкающей к дороге полосы с нарушенным почвенным покровом. Появление на обнажениях самосева хвойных и лиственных пород сопровождается плодоношением отмеченных ранее видов микоризных грибов, среди которых преобладают *Inocybe lacera*, *Laccaria laccata* с мелкими карпофорами. Отвалы из лесной подстилки и минеральных горизонтов у таких дорог обычно отсутствуют или же встречаются небольшими участками. Появление на них растений-нитрофилов свидетельствует о возможности плодоношения видов макромицетов, характерных для муллевых почв.

Влияние дорожной сети на плодоношение макромицетов не ограничивается нарушениями почвы, вызванными строительными и ремонтными работами. Придорожная полоса чаще посещается населением, домашними животными. Плодоношение макромицетов в этих случаях будет определяться интенсивностью воздействия человека на среду. При умеренном посещении вдоль лесных дорог на полосе шириной до 15—30 м плодоношение макромицетов стимулируется, здесь они появляются раньше, видовой состав разнообразнее. Наоборот, интенсивное посещение, сопровождающееся уплотнением почвы и изменением состава растений напочвенного покрова, ухудшает плодоношение макромицетов. При этом в первую очередь снижается плодоношение наиболее ценных съедобных видов (*Boletus edulis*, *Leccinum aurantiacum*, *L. testaceoscabrum*, *Lactarius resimus*), места плодоношений которых посещаются грибниками наиболее часто.

Вдоль магистральных автомобильных дорог в защитной полосе, ширина которой 250—500 м, более интенсивно проводятся лесоводственные мероприятия (рубки ухода, санитарные рубки). Рубки ухода в придорожных сосняках на песчаных почвах улучшают условия для плодоношения макромицетов. В типах леса с более богатыми почвами проведение рубок ухода обычно усиливает развитие широколистных травянистых растений и злаков, а плодоношение макромицетов ослабляется. Исключение составляют грибы-ксилотрофы, которые появляются на пнях и кучах, оставленных на перегнивание порубочных остатков. Среди ксилотрофов практический интерес представляют *Armillariella mellea* и *Kuechneromyces mutabilis*. На участках с низкой пожарной опасностью кучи порубочных остатков обычно сжигаются. На кострищах можно встретить *Lactarius pubescens*, *Russula adusta*, *Paxillus involutus* и *Suillus luteus*.

В придорожных полосах из-за интенсивного движения транспорта и частого посещения их человеком изменяются состав и численность зверей и птиц, питающихся грибами или насекомыми-мицетобионтами. Однако оценить характер такого косвенного влияния через изменения экологической обстановки на плодоношение макромицетов в настоящее время не представляется возможным из-за отсутствия экспериментальных данных.

Вблизи автомагистралей повышается содержание в воздухе и почве металлов, выделяющихся при сгорании топлива (As, Be, Cd, Cr, Mn, Ni, Pb, Sb, Tl, V, Zn). Так, в окрестностях скоростных автострад содержание указанных тяжелых элементов в пыли в 100—1000 раз выше, чем вдали от них (Page, Chang, 1979). В южной Швейцарии концентрация свинца в атмосфере вблизи дорог в 10—50 раз выше обычного уровня (Tyler, 1974). Отмечено, что содержание Pb и Cd

в грибах из парков Хельсинки, расположенных вблизи улиц с интенсивным движением транспорта, было выше допустимой нормы для использования их в пищу (Laaksovirta, Alakuijala, 1978). Отмечается, что в плодовых телах микоризных грибов накапливается в 3 раза меньше свинца и кадмия, чем у грибов других трофических групп (Laaksovirta, Alakuijala, 1978). Для густонаселенных районов с интенсивным дорожным движением ядовитыми можно считать виды грибов, обладающие высокой способностью к аккумуляции тяжелых металлов и других вредных для организма человека веществ. В связи с этим не рекомендуется производить массовую заготовку грибов вблизи шоссейных дорог.

Способность макромицетов накапливать токсичные для человека вещества все больше привлекает внимание специалистов стран Западной Европы и Скандинавских стран. При гололедах на дорогах используют песок с добавлением солей — хлористого натрия (NaCl) или хлорида кальция (CaCl), которые, попадая в почву, повреждают придорожные насаждения. В Швеции особенно сильно страдают от NaCl придорожные посадки хвойных пород (Seegeros, 1972). В ФРГ принят закон о возмещении убытка лесовладельцам с устранением последствий в случае повреждения придорожных насаждений (Gaisbauer, 1985). Признаками повреждений деревьев от посыпных солей служат содержание Cl в растении (органах ассимиляции) и изменения в почве (данные pH, содержание Na_2O).

Установлено, что устойчивость к NaCl у грибов изменяется в очень широких пределах — от 1 % у некоторых базидиомицетов до 30 % концентрации в питательной среде у микроскопических почвенных грибов. Особенно чувствительны к NaCl базидиомицеты, прекращающие рост уже при 5 %-ной концентрации соли (Tresner, Hayes, 1971). Наиболее устойчивым к NaCl из микоризных грибов оказался *Сенососсит граниформе*, способный расти при концентрации соли до 11 г/л питательной среды (Salch-Rastin, 1976). После применения NaCl в придорожных насаждениях отмечены повреждение корней и ослабление микоризообразования как у хвойных (Seegeros, 1972), так и у лиственных (Guttay, 1976) древесных пород.

Судя по литературным данным, в первую очередь посыпные соли повреждают насаждения на более тяжелых почвах.

Таким образом, влияние деятельности человека на макромицеты при строительстве и эксплуатации дорог проявляется через: 1) изменения в почвенном покрове, а также водном балансе территории, вызванном нарушением естественных стоков; 2) увеличение рекреационной нагрузки за счет возрастания посещаемости придорожной полосы туристами, грибниками и т. п.; 3) повышение интенсивности ведения лесного хозяйства; 4) загрязнение воздуха и почвы при эксплуатации дорог.

ВЫВОДЫ

1. Выявлено 14 видов микоризных грибов, растущих на пнях и валежной древесине. Способность к росту в древесине представляет большой интерес для понимания роли микоризных грибов в гетеротрофности древесных растений. Микоризные грибы, распространенные в древесине, имеют большое значение для возобновления древесных растений на слабо дренированных почвах. После рубки древостоя микоризные грибы в течение десятков лет могут сохранять жизнеспособность в древесине пней, валежа и крупных корней.

2. Распространение микоризных грибов прямо или косвенно связано с живым напочвенным покровом в лесу. Приуроченность их к доминирующим видам обуславливается созданием растениями более благоприятных гидротермических условий на поверхности и в верхнем слое почвы, сходной требовательностью

к плодородию почвы и особенно к содержанию азота. Отрицательное влияние покрова на плодоношение микоризных грибов особенно резко проявляется при преобладании в нем злаков.

3. Влияние огня на макромицеты проявляется через уничтожение мицелия грибов и микориз древесных растений, изменение физико-химических и биологических свойств почвы, а также через изменение состава и состояния фитоценоза.

4. В период лесовосстановления активность микоризных грибов, состав и численность их выше на северных и северо-восточных склонах, чем на южных и юго-западных. Различия обусловлены особенностями гидротермического режима в верхнем слое почвы.

5. Выявлено 18 видов микоризных грибов, плодоносящих на лесных опушках на расстоянии до 7 м от стены леса. Среди них наиболее ценными являются *Lactarius deliciosus* и *L. deterrimus*. Изучение особенностей плодоношения макромицетов лесных опушек представляет интерес для разработки лесоводственных приемов повышения урожая съедобных видов.

6. Строительство и эксплуатация дорог в лесных массивах оказывает разностороннее влияние на плодоношение макромицетов через нарушение напочвенного покрова, возрастание рекреационной нагрузки на лес, загрязнение воздуха и почвы.

Глава 5. ПЛОДОНОШЕНИЕ МАКРОМИЦЕТОВ

Сроки плодоношения и урожай макромикетов

Время плодоношения макромикетов определяется их биологическими свойствами, которые реализуются в конкретных климатических и почвенных условиях. В лесах таежной зоны большинство макромикетов обладает способностью к формированию карпофоров с июля по сентябрь, а многие, в том числе хорошо известные съедобные виды из родов *Boletus*, *Lactarius* и *Suillus*, — с июня по октябрь (табл. 7). В то же время можно выделить группы весенних видов, появляющихся с апреля по июнь (роды *Gyromitra*, *Morchella*, *Verpa*), и осенних, плодоносящих с середины августа до середины октября (роды *Gyromitra*, *Hygrophorus*, *Tricholoma*). Поскольку возможный период плодоношения большинства макромикетов составляет 3—3.5 месяца, а формирование карпофоров зависит от погодных условий, то существуют большие колебания в сроках наступления, продолжительности и интенсивности плодоношения, определяющих величину урожая. Прямая зависимость урожая грибов от осадков и температуры общеизвестна. С. Т. Аксаков писал: «Нет никакого сомнения, что в дождливые, мочливые годы, как выражается народ, грибы рождаются в большом изобилии, особенно если ненастье сопровождается теплом» (Аксаков, 1856, с. 166). На основании собственных наблюдений он пришел к выводу о неблагоприятном влиянии на плодоношение грибов «продолжительного ненастья». Решающее значение для плодоношения грибов осадков и температуры было подтверждено и детализировано последующими наблюдениями микологов.

Б. П. Васильков (1962) установил, что в средней полосе европейской части СССР большое значение для плодоношения макромикетов имеют осадки в августе, тогда как осадки в июле при высокой температуре и в сентябре при низкой температуре не эффективны. Небольшой засушливый период в начале лета перед дождливым августом создает более благоприятные условия для появления карпофоров. В сухое и жаркое лето и, наоборот, в дождливое, но холодное грибов меньше. Им также отмечалось, что после неурожайных годов плодоношение грибов может быть значительным и при недостаточном выпадении осадков. Л. Г. Бурова (1975) на основании наблюдений в лесах Подмосковья считает благоприятными для плодоношения грибов годы с постоянным таянием снега весной, с достаточно теплым, без повышенного количества осадков, июнем и половиной июля и обязательно теплым и дождливым августом. При этом, так же как и Б. П. Васильков, она считает решающими для высокого урожая грибов благоприятные погодные условия в августе.

Таким образом, многими работами установлено, что появление и урожай макромикетов определяются количеством осадков. При этом основное плодоношение обычно начинается через 2—3 недели после выпадения максимальных осадков. Длительное отсутствие дождей или похолодание ослабляет или прекращает образование плодовых тел. Сочетание погодных условий определяет период плодоношения и урожай макромикетов. В урожайные годы продолжительнее период плодоношения и богаче видовой состав макромикетов. В годы с малым количеством осадков в летнее время сокращается период плодоношения макро-

мицетов, уменьшаются их видовой состав и урожай. Однако, по наблюдениям Л. М. Левкиной и И. И. Сидоровой (1985), в исключительно сухой и неблагоприятный для плодоношения макромицетов 1981 год отмечено массовое плодоношение *Paxillus involutus*, *Hygrophoropsis aurantiaca*, *Russula delica* и некоторых ксилотрофов. Причины, обусловившие обильное плодоношение этих видов, различны. Одна из причин — меньшая зависимость урожая этих видов от погодных условий лета из-за более позднего их плодоношения.

Влияние температуры почвы и воздуха на плодоношение макромицетов слабо изучено. По мнению Л. А. Лебедевой (1937), В. Фоминой и Л. Гавриловой (1977), плодоношению грибов в значительной мере способствует теплая осень предыдущего года, обеспечивающая развитие мицелия. В бездождливые летние периоды высокая температура оказывает отрицательное влияние на плодоношение макромицетов через влажность воздуха, усиливая ее сухость (Левкина, Сидорова, 1985). Согласно наблюдениям Э. Нанаи (1964), пониженная температура почвы при высокой влажности задерживает появление *Boletus edulis*, что, по его мнению, обусловлено замедленным развитием мицелия. При этом он исходит из предположения о существовании прямой зависимости между размерами плодовых тел и глубиной расположения в почве мицелия. По-видимому, такое допущение не может быть принято безоговорочно. Например, у представителей рода *Cortinarius* многие виды имеют крупные плодовые тела, но их мицелии расположены в поверхностном слое почвы. Что касается *Boletus edulis*, то в сосняках на дренированных почвах его мицелий проникает с корнями сосны на глубину до 1—1.5 м (Шубин, 1986). Высокие урожаи *B. edulis* в сосняках таежной зоны не всегда совпадают с благоприятными по погодным условиям для большинства макромицетов годами. Например, в 1975 г. первая половина лета была дождливой, а во второй половине осадков выпадало мало, сентябрь был теплым и сухим. Урожай большинства съедобных грибов в этот год был низким, но урожай *B. edulis* в сосняках черничных — высоким. В этот год положе-

Таблица 7

Сроки плодоношения съедобных грибов в южной части Карелии (средняя подзона тайги)

Вид гриба	Сроки (декада, месяц) плодоношения			
	начало	окончание	устойчивое плодоношение	основной урожай
<i>Boletus edulis</i>	1.6	2.10	2.7—3.9	2.8—1.9
<i>Cantharellus cibarius</i>	1.7	2.10	3.7—3.9	3.8—2.9
<i>Gyromitra esculenta</i>	3.4	1.7	1.5—1.6	2.5—3.5
<i>Lactarius flexuosus</i>	2.7	1.10	1.8—2.9	2.8—1.9
<i>L. necator</i>	2.7	2.10	2.8—2.9	2.8—1.9
<i>L. resimus</i>	2.7	1.10	3.7—1.9	2.8—3.8
<i>L. rufus</i>	1.7	3.10	1.8—3.9	3.8—2.9
<i>L. scrobiculatus</i>	1.7	2.9	3.7—3.8	1.8—2.8
<i>L. torminosus</i>	1.7	1.10	2.8—3.9	3.8—1.9
<i>Leccinum scabrum</i>	1.6	1.10	2.7—2.9	2.8—3.8
<i>L. testaceosabrum</i>	1.6	3.9	1.8—1.9	2.8—3.8
<i>Russula adusta</i>	2.7	3.9	1.8—1.9	2.8—3.8
<i>R. aeruginea</i>	1.7	1.10	2.7—2.9	3.7—2.8
<i>R. delica</i>	2.7	3.9	3.7—1.9	2.8—3.8
<i>R. xerampelina</i>	2.7	2.10	3.7—3.9	2.8—1.9
<i>Suillus bovinus</i>	3.7	1.10	2.8—3.9	3.8—2.9
<i>S. luteus</i>	1.6	3.9	1.8—3.9	3.8—2.9
<i>S. variegatus</i>	3.6	2.10	1.8—3.9	3.8—2.9
<i>Tricholoma flavovirens</i>	2.8	2.10	1.9—3.9	2.9—3.9
<i>Xerocomus subtomentosus</i>	2.6	2.10	1.8—3.9	2.8—1.9

Примечание. Первая цифра — декада, вторая — месяц.

ние Э. Нанаи о развитии мицелия из глубоких слоев почвы и плодоношение в благоприятный осенний период подтвердилось. Однако оно не может быть применено к почти ежегодному появлению *B. edulis* в качестве раннелетнего вида — в июне, когда плодоношение многих макромицетов отсутствует. Охеноя (Ohenoja, 1978) отмечает, что в прохладное лето теплолюбивые виды родов *Boletus* и *Russula* могут не появиться.

Таким образом, температура почвы имеет значение для плодоношения макромицетов и ее влияние не однозначно для различных видов.

По-видимому, температура почвы может влиять на плодоношение микоризных грибов также через корневые выделения, количество которых у древесных растений уменьшается с понижением температуры (Каверзина, Прокушкин, 1984).

Накапливаются сведения о количественных показателях, характеризующих погодные и почвенные условия, необходимые для плодоношения грибов. Для обеспечения высокого урожая *Boletus edulis* требуется, чтобы в период плодоношения выпало более 100 мм осадков (Васильков, 1962; Denker, 1975) и при температуре воздуха 15—18 °С (Васильков, 1962). Отмечается, что в разных географических зонах основное плодоношение грибов происходит при температуре верхнего слоя почвы 8—12 °С (Нанаи, 1964; Широких, 1972; Давыденко, 1974). Оптимальной для плодоношения *Boletus edulis* и *Leccinum scabrum* оказалась влажность почвы 68—78 % (Широких, 1972).

Кроме влажности и температуры, имеют значение и другие, еще не установленные факторы, определяющие сроки плодоношения и урожай макромицетов. Об этом свидетельствует также трехлетний эксперимент с искусственным дождеванием, выполненным для усиления плодоношения грибов в сосняке, обеспечившим увеличение урожая только в первый год (Lisiewska, 1982). Дождевание изменило сезонную динамику и состав макромицетов, но не повлияло на естественную цикличность чередования больших и малых урожаев. После прекращения дождевания различия в плодоношении макромицетов на контрольных и опытных участках сгладились.

Нами выполнен анализ особенностей плодоношения грибов в зависимости от погодных условий за 1946—1987 гг. Урожай грибов оценивали на основании объемов заготовок по Карельской АССР и сборов макромицетов на постоянных пробах. Следует отметить, что до 1959 г. урожай оценивался только по данным о заготовке грибов. Правомерность такого подхода вытекает из прямой зависимости между общим урожаем макромицетов и объемами заготовок съедобных грибов, установленной за период 1959—1987 гг. Такая связь между урожаем и заготовками грибов отмечена А. А. Скрябиной (1974) для территории РСФСР. Погодные условия характеризовались по данным Петрозаводской гидрометеорологической обсерватории.

Очень высокие и высокие урожаи макромицетов наблюдались в 1946, 1952, 1957, 1961, 1967, 1974, 1978, 1981 и 1985 гг., низкие и очень низкие — в 1948, 1950, 1951, 1955, 1958, 1959, 1962, 1968, 1969, 1972, 1973, 1975, 1980 и 1986 гг. Остальные годы были средними по величине урожая. На годы с высокими (В) урожаями приходится 23, со средними (С) — 40 и с низкими (Н) — 37 % от общего числа лет. Соотношение урожаев для изучаемого района можно выразить формулой $2B4C4H$. По-видимому, эта формула урожаев будет справедливой для всей территории Карельской АССР, так как колебания объемов заготовок по южным и северным районам республики совпадают. Кроме того, по наблюдениям Б. П. Василькова (1962), наиболее урожайные и особенно неурожайные годы распространяются на значительную территорию Советского Союза, что дает основание применить определенную нами формулу урожая к средней и северной подзоне тайги европейской части СССР. Она точнее отражает существующие колебания в заготовках грибов в Карельской АССР, чем формула $3B4C3H$, установленная А. А. Скрябиной (1974) для территории РСФСР.

Формула урожая будет иная для разных грибных угодий, а в пределах одного угодья — для видов грибов. Так, по наблюдениям на постоянных пробах, формула урожая *Boletus edulis* в сосняке черничном III класса возраста равнялась 1В3С6Н, для сосняка черничного спелого — 2В3С5Н и для березняков разнотравных — 2В4С4Н (Шубин, 1986). Таким образом, наиболее устойчивое плодоношение *Boletus edulis* в березняке разнотравном, а наименее устойчивое — в сосняке черничном молодом. Формула урожая используется при определении запасов и организации заготовок съедобных грибов.

Очень высокие и высокие урожаи повторялись через 2—6 лет; средние урожаи по одному разу отмечены подряд 4 (1963—1966) и 3 (1982—1984) года, 2 раза подряд по 2 года (1970—1971 и 1976—1977); 4 раза наступали подряд годы (1950—1951, 1958—1959, 1968, 1969 и 1972—1973) с низкими и очень низкими урожаями.

Годы с очень высокими и высокими урожаями характеризовались значительным количеством осадков и теплой погодой в течение мая—августа, при наличии засушливого периода в мае (1961), июне (1974) или июле (1967). Осень сухая, но обязательно теплая, особенно октябрь, без ранних заморозков. Во все эти годы август был теплым и влажным, что отмечалось в качестве обязательного условия обильного плодоношения грибов для средней полосы европейской части СССР (Васильков, 1962; Бурова, 1975). Б. П. Васильков (1962) указывал, что наиболее благоприятными для роста грибов бывают годы, когда обильные августовские дожди выпадают после сухой погоды. Именно таким был 1967 год. Для 1981 г. характерны поздняя весна и равномерное выпадение осадков с июня до сентября при температуре, близкой к норме. Высокоурожайным 1974 и 1981 годам предшествовали неурожайные годы с теплой осенью, что также могло иметь положительное значение.

Годы со средним урожаем грибов имели следующие погодные особенности: малое количество осадков в летний период и теплая осень со значительным количеством осадков в первой половине (1960, 1963—1965, 1970, 1979); сухое и холодное лето и теплая осень (1971); дождливые, но холодные лето и осень

Т а б л и ц а 8

Плодоношение съедобных грибов в спелых насаждениях заповедника «Кивач»

Тип леса	Урожай (кг/га) по годам									Сред- ний по типам леса
	1959	1960	1961	1962	1968	1969	1970	1971	1972	
Сосняк бруснич- ный	6.6	16.3	25.3	0.6	4.2	23.4	79.4	99.7	95.8	39.0
Сосняк чернич- ный	4.6	45.1	101.6	0.9	13.0	19.0	91.1	116.9	349.7	82.4
Сфагновик кус- тарничково- сосновый	9.2	14.9	Не опред.		0.7	11.4	83.7	6.6	39.2	23.6
Ельник скаль- ный	0.6	21.2	69.4	2.8	23.3	19.7	72.3	93.0	60.0	40.2
Ельник чернич- ный	14.4	59.0	130.0	1.3			Не опред.			51.2
Ельник кислич- ный	2.0	30.6	41.2	0.3	38.8	11.4	35.2	14.0	17.3	21.2
Ельник долго- мошный	13.2	59.5	24.3	1.0	19.1	45.6	88.2	54.7	73.1	42.1
Березняк разно- травный	4.3	56.8	73.3	—	199.9	58.4	127.7	49.9	68.6	71.0
Средний для всех типов ле- са по годам	6.9	38.0	66.4	1.0	42.7	27.0	82.5	62.1	100.5	46.3

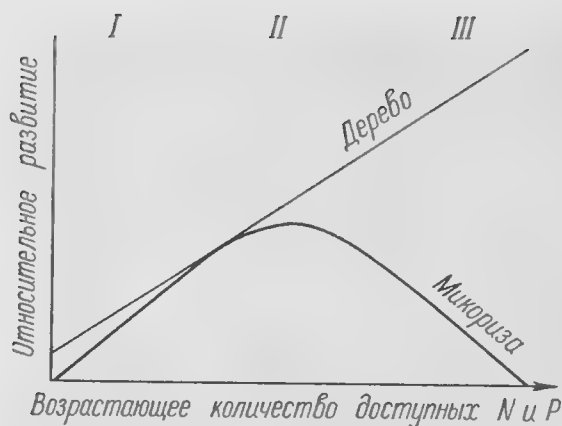


Рис. 7. Взаимосвязь между развитием деревьев и микоризы при различных концентрациях азота и фосфора. (По: Björkman, 1942).

I — хвойные леса с неактивным сырым гумусом; II — хвойные леса с активным сырым гумусом; III — хвойные и лиственные леса с перегнившей подстилкой.

количество осадков летом (1972, 1973) или летом и осенью (1980); низкая температура летом (1962) или летом и осенью (1968); холодный и сухой вегетационный период (1969, 1975). Наиболее часто (60 %) плодоношение грибов ограничивалось малым количеством осадков в летний период.

Об урожаях съедобных грибов по типам леса можно судить по данным, полученным нами при регулярных сборах на постоянных участках в спелых насаждениях заповедника «Кивач» (табл. 8).

Наибольшие урожаи грибов собраны в березняке разнотравном и сосняке черничном, а наименьший — в ельнике кисличном. Возрастание урожая съедобных грибов, представленных симбиотрофами, от брусничного типа леса к черничному, а затем снижение к кисличному согласуется с известной теорией Бьеркмана (Björkman, 1942). По этой теории необходимый для питания гриба-симбионта избыток растворимых углеводов создается в растении-хозяине при недостатке азота с фосфором или же одного из этих элементов питания. Обеспеченность древесных растений азотом и фосфором в кисличниках, для которых характерен мягкий гумус, ограничивает накопление углеводов и симбиоз расте-

Таблица 9

Урожай макромицетов общий (кг/га) и съедобных видов (%) в березняках и сосняках

Год	Березняки разнотравные V класса возраста				Сосняки черничные				Сосняк брусничный	
	участок 1		участок 2		II класса возраста		VI класса возраста		II класса возраста	
	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%
1970	—	—	224	79	108	76	86	70		
1971	245	74	340	89	142	70	86	41		
1972	55	56	68.5	51	43	88	71	65		
1973	89	40	101	36	52	69	22	53		
1974	637	68	636	82	319	85	302	49		
1975	163	51	210	52	58	85	76	67		
1976	465	49	372	54	122	68	76	20		
1977	220	74	284.5	82	95	82	78	57		
1978	400	58	392	52	82	65	88	55		
1979	198	65	236	74	146	76	71	51	109	83
1980	62	44	70	54	16	63	36	64	24	96
1981	472	68	633.5	71	246	60	214	59	553	66
1982	212	73	186	82	53	68	39	36	214	74
1983	210	60	182	63	74	66	175.5	77	235	69
1984	205	65	152	71	120	69	94	71	107.5	32
1985	449	59	367	59	102	57	113	59	383	62
1986	192	56	94	61	77	67	72	42	222	75
1987	299	56	256.5	59	120	68	70	36	218.5	54
Средние	269	62	267	68	109.7	72	98.3	56	229.6	66

Урожай съедобных грибов (кг/га) при регулярных сборах на постоянных пробах в березняках и сосняках

Вид гриба	Сосняк брусничный II класса возраста	Сосняк черничный II класса возраста	Сосняк черничный VI класса возраста	Березняк разнотравный V класса возраста
Хорошо известные виды				
<i>Boletus edulis</i>	1.6	3.6	21.4	13.6
<i>Lactarius flexuosus</i>	—	1.6	0.6	0.5
<i>L. necator</i>	—	—	0.02	1.3
<i>L. resimus</i>	—	0.01	—	2.6
<i>L. rufus</i>	0.5	0.5	—	—
<i>L. torminosus</i>	—	0.02	0.01	9.6
<i>Leccinum scabrum</i>	—	0.2	0.5	3.1
<i>L. testaceoscabrum</i>	0.45	0.07	0.4	3.9
<i>Russula</i> spp.	2.5	44.2	8.8	120.9
<i>Suillus bovinus</i>	118.4	0.2	—	—
<i>S. luteus</i>	9.0	—	—	0.1
<i>S. variegatus</i>	1.2	0.2	1.1	—
Всего	133.65	50.6	32.83	155.6
Малоизвестные виды				
<i>Clitocybe nebularis</i>	—	0.1	2.3	0.1
<i>Collybia</i> spp.	0.01	2.8	2.8	2.6
<i>Cortinarius</i> spp.	9.1	2.4	5.6	10.1
<i>Chroogomphus rutilus</i>	0.2	0.2	0.6	—
<i>Gomphidius roseus</i>	4.05	0.1	0.01	—
<i>Hygrophorus hypothejus</i>	3.3	12.5	0.6	—
<i>Laccaria laccata</i>	0.01	0.1	0.1	0.8
<i>Lactarius helvus</i>	—	0.5	2.3	—
<i>L. mitissimus</i>	—	0.2	—	0.02
<i>L. vietus</i>	0.1	6.0	—	5.3
<i>Lycoperdon perlatum</i>	0.05	—	0.02	4.5
<i>Rozites caperatus</i>	—	—	0.1	1.6
<i>Tricholoma</i> spp.	0.1	2.7	6.6	1.4
Всего	16.92	27.60	21.03	26.42
Итого	150.57	78.20	53.86	182.02

Примечание. Для сосняка брусничного приведены данные по среднему урожаю за 1979—1987 гг.; для остальных типов леса — за 1970—1987 гг.

ния с грибами (рис. 7). Интересно отметить, что результаты наших опытов с удобрениями также укладываются в эту схему: внесение полного (NPK) удобрения в сосняке брусничном активизирует грубый гумус и стимулирует плодоношение симбиотрофов; применение NPK в березняке разнотравном, наоборот, ослабляет их плодоношение.

Однако исследования Л. А. Семеновой (1980) показали, что в северной и средней подзонах тайги в сосняках лишайниковых, брусничных и травяном (близком к кисличному) у сосны активная часть корней представлена микоризами. Причем различия в почвенных условиях не повлияли на микоризный спектр сосны. Н. Ф. Чумак (1981б) установлено сохранение микосимбиотрофии у сосны при длительном ежегодном внесении азота и фосфора.

Таким образом, углеводная теория Бьеркмана может быть использована для объяснения изменений урожаев симбиотрофов по типам леса. В то же время она не согласуется с фактами о сохранении микосимбиотрофии у сосны при разных уровнях обеспеченности ее азотом и фосфором в естественных условиях. Отсюда следует, что микоризная связь не является единственным фактором

распространения симбиотрофов и их плодоношения. В основе плодоношения симбиотрофов лежат климатические, эдафические и биотические факторы.

За период наблюдений в спелых насаждениях наиболее благоприятным для плодоношения макромицетов был 1961 год. Однако максимальные урожаи по типам леса приходятся и на 1968, 1970 и 1977 гг. Это обусловлено спецификой почв в изучаемых типах леса, а также тем, что в спелых насаждениях погодные условия для плодоношения более устойчивые, чем в молодняках.

На постоянных участках наибольший урожай макромицетов отмечен в березняках разнотравных (табл. 9). Причем колебания урожаев и их среднее значение на обоих участках близки. Несколько меньше урожай макромицетов в сосняке брусничном, и почти в 2.5 раза он ниже в сосняках черничных по сравнению с березняками разнотравными. Съедобные виды грибов по участкам составляют от 56 до 72 % от общего урожая, но в пределах участков этот показатель по годам изменяется от 20 до 96 %. Основная часть несъедобных грибов представлена видами родов *Cortinarius* и *Dermocybe*, а в березняках еще и *Amanita muscaria* (урожай до 82 кг/га).

Максимальные урожаи макромицетов на всех участках собраны в 1974 и 1981 гг., наиболее благоприятных для плодоношения съедобных грибов за период наблюдений. В эти годы урожай был в 1.5—3 раза выше среднего. Слабое плодоношение было в 1972, 1973 и 1980 гг., обусловленное малым количеством осадков. Так, в 1972 г. в июне осадков выпало в 4, а в июле—сентябре в 2 раза ниже нормы; в 1973 и 1980 гг. лето также было сухим и жарким. В эти годы урожай макромицетов оказался в 2—9 раз ниже среднего. По неурожайности млечников 1980 год сходен с 1947 годом, когда для соления грибы не заготавливались даже населением.

При регулярных сборах в 1970—1987 гг. наибольший урожай съедобных грибов отмечен в березняке разнотравном, меньше в сосняке брусничном и еще меньше в черничных типах леса (табл. 10). Более слабое плодоношение в сосняках черничных обусловлено удалением березы перед началом наблюдения. Основная часть урожая в сосняке брусничном приходится на *Suillus bovinus*, в сосняках черничных и березняке разнотравном — на *Russula* spp. и *Boletus edulis*. Малоизвестные съедобные грибы в сосняке брусничном и березняке составили 11—14 %, а в сосняках черничных — 35—39 %. Большое значение в увеличении пользования грибами за счет малоизвестных видов принадлежит представителям рода *Cortinarius*.

Распределение урожая съедобных грибов в период плодоношения существенно различается по годам, что можно проследить на пробе в березняке разнотравном V класса возраста (табл. 11). В неурожайные 1972 и 1973 годы из-за сухого и жаркого лета плодоношение съедобных грибов было поздним и непродолжительным. Для других двух неурожайных годов характерно растянутое плодоношение с редкими изменениями урожая за период плодоношения. В годы со средними и близкими к ним урожаями (от 152 до 232 кг/га) также наблюдаются значительные колебания в продолжительности плодоношения съедобных грибов. Из 8 лет со средними урожаями в 1982 г. плодоношение продолжалось около двух декад, а в 1970 и 1985 гг. оказалось поздним. Такие годы, как и слабоурожайные, неблагоприятны для промышленной заготовки грибов. Самыми урожайными за период наблюдений были 1974 и 1981 годы. В эти годы плодоношение съедобных грибов начинается рано и оно наиболее продолжительное. Основной урожай приходится на август, а распределение урожая наиболее близкое к среднему за период наблюдений.

Среднее распределение урожая большинства макромицетов в березняке разнотравном V класса возраста за 13 лет наблюдений представляет непрерывный ряд с максимумом во 2—3-й декадах августа или 1—2-й декадах сентября (табл. 12). Наиболее равномерный и продолжительный период плодоношения у доминанта *Russula aeruginea*. Прерывистое, но не более чем на одну декаду,

Т а б л и ц а 11

Распределение урожая съедобных грибов по декадам в березняке разнотравном (участок 2)

Год	Урожай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Октябрь	
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я
1972 *	35	—	—	—	—	—	29.6	32.3	34.0	3.3	0.3	0.5
1973	36	—	—	—	—	—	8.2	65.1	21.0	1.6	4.1	
1980	38	—	38.7	9.5	0.8	2.4	20.1	7.1	17.7	1.7	1.6	0.4
1986	57	—	12.5	5.4	3.7	4.1	16.3	26.5	20.8	10.0	0.7	
1984	107.5	0.8	0.5	13.5	16.8	18.0	14.6	2.5	24.2	6.2	1.4	1.5
1975	108.5	—	—	10.2	0.2	0.5	3.3	7.4	16.7	56.6	5.1	
1983	114	3.5	3.4	1.9	4.0	4.4	10.6	43.4	19.9	6.5	2.2	0.2
1987	152	2.8	2.3	4.7	11.8	13.2	36.5	8.1	15.3	5.3		
1982	153	—	—	—	7.8	39.7	33.7	9.3	8.7	0.7	0.1	
1979	175	—	—	25.8	17.4	27.4	10.7	8.6	6.0	4.1		
1970	177	—	1.6	2.1	1.8	0.1	12.7	31.6	25.9	23.7	0.5	
1976	200	—	—	7.5	15.3	38.4	21.0	11.6	6.2			
1978	205.5	—	—	—	12.7	18.3	29.1	29.9	9.1	0.7	0.2	
1985	218	—	0.02	4.23	14.05	4.5	5.0	24.5	30.2	17.4	0.1	
1977	232	—	0.9	16.7	38.6	15.9	10.9	11.2	2.9	2.9		
1971	304	—	—	—	2.3	11.2	53.2	27.7	4.1	1.4	0.1	
1981	448	1.9	7.8	7.9	22.0	15.5	20.6	14.1	9.1	1.1		
1974	522	0.5	6.9	11.2	10.4	46.6	11.7	8.1	3.0	1.3	0.27	0.03
Средний	182.4	0.6	3.2	7.5	13.0	20.2	20.2	17.2	11.3	6.2	0.5	0.1

* Годы приведены в порядке увеличения урожая.

Т а б л и ц а 12

Распределение урожая грибов (%) по декадам в березняке разнотравном (участок 3, 1974—1987 гг.)

Вид гриба	Сред- ний уро- жай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Октябрь	
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я
<i>Amanita muscaria</i>	53.3	—	0.5	2.4	11.1	18.5	23.7	26.3	12.4	4.5	0.4	0.2
<i>Boletus edulis</i>	30.6	5.9	8.3	10.2	28.3	12.6	14.7	7.5	6.5	5.5	0.5	
<i>Collibia</i> spp.	9.7	—	0.16	—	0.04	1.4	0.8	10.5	20.4	34.7	22.1	9.9
<i>Cortinarius albobio- laceus</i>	13.5	—	—	2.1	8.1	9.8	32.6	30.0	12.9	4.3	0.15	0.05
<i>C. armillatus</i>	5.8	—	—	—	1.9	11.6	28.7	51.6	4.6	1.6		
<i>C. mucosus</i>	13.9	0.3	0.9	5.8	17.3	26.2	21.3	15.9	8.0	4.1	0.2	
<i>Inocybe lacera</i>	0.3	12.1	0.6	13.3	40.8	—	30.2	0.4	0.6	2.0		
<i>Laccaria laccata</i>	0.3	4.0	2.9	3.3	14.5	25.1	25.8	11.6	9.6	3.2		
<i>Lactarius flexuosus</i>	2.03	—	2.1	5.7	26.6	21.3	13.6	21.5	2.9	6.3		
<i>L. mitissimus</i>	8.3	1.5	0.9	4.3	6.5	7.2	17.1	12.4	32.5	16.6	1.0	
<i>L. vietus</i>	5.16	0.1	—	1.2	1.3	7.6	26.9	20.7	30.3	9.9	2.0	
<i>Leccinum scabrum</i>	8.5	8.6	5.7	6.3	25.7	14.5	21.5	11.7	4.3	1.7		
<i>L. testaceoscabrum</i>	5.9	7.8	18.2	4.8	16.6	8.4	8.4	10.7	25.1			
<i>Lycoperdon perla- tum</i>	8.6	—	0.1	8.3	17.5	16.3	27.5	16.4	10.2	3.3	0.3	0.1
<i>Mycena pura</i>	2.36	0.2	0.1	2.8	1.9	8.6	7.8	9.2	35.4	26.7	5.8	1.5
<i>Paxillus involutus</i>	2.4	—	—	1.9	0.8	8.8	46.4	15.7	8.4	14.9	3.1	
<i>Russula aeruginea</i>	96.7	1.3	7.5	19.1	22.0	18.5	9.6	10.2	6.2	4.8	0.8	
<i>Suillus piperatus</i>	2.09	0.1	0.2	10.9	12.2	22.5	19.3	14.4	17.0	2.5	0.9	

Т а б л и ц а 13

Распределение урожая грибов (%) по декадам в сосняке брусничном (участок 1, 1979—1987 гг.)

Вид гриба	Сред- ний уро- жай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Ок- тябрь
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я
<i>Chroogomphus rutilus</i>	0.2	—	—	—	—	—	22.7	2.0	58.8	16.5	
<i>Cortinarius albobolaceus</i>	3.2	—	—	—	6.4	13.3	14.0	7.1	51.6	4.5	3.1
<i>C. collinitus</i>	5.9	—	—	—	2.6	1.9	19.2	19.8	55.3	1.2	
<i>Dermocybe cinnamomea</i>	5.3	—	—	0.3	3.2	13.1	28.9	20.9	26.4	6.6	0.6
<i>D. semisanquinea</i>	36.7	—	—	0.05	1.8	6.7	24.6	23.5	31.4	9.9	2.05
<i>Gomphidius roseus</i>	4.04	—	—	—	—	3.0	29.6	24.1	31.4	10.6	1.3
<i>Hygrophorus hypothecijus</i>	3.3	—	—	—	—	—	—	0.4	23.1	55.6	20.9
<i>Laccaria laccata</i>	0.01	—	—	—	—	3.1	16.9	9.2	61.6	9.2	
<i>Lactarius rufus</i>	0.5	—	1.9	—	10.8	15.0	20.5	8.3	35.6	7.9	
<i>Leccinum testaceoscabrum</i>	0.5	8.0	—	—	67.8	24.2					
<i>Russula</i> sp.	0.4	—	—	—	—	100					
<i>Suillus bovinus</i>	118.4	—	—	—	—	3.1	40.7	26.2	26.3	3.4	0.3
<i>S. luteus</i>	8.9	—	0.7	—	2.0	12.2	40.5	25.5	17.0	2.0	0.1
<i>S. variegatus</i>	1.2	—	—	—	—	—	93.7	5.7	—	0.6	

плодоношение у нескольких видов со средним урожаем до 2 кг/га. Большинство видов плодоносит с июля по сентябрь. К видам с поздним началом плодоношения относятся некоторые виды рода *Cortinarius* и *Rozites caperatus*. Правда, все эти виды имеют низкие средние урожаи (до 1 кг/га) и можно предполагать, что в условиях, близких к оптимальным, для их плодоношения сроки формирования карпофоров будут более ранними.

В сосняке брусничном плодоношение большинства видов начинается позднее, чем в березняке разнотравном (табл. 13). Максимум урожая приходится на 3-ю декаду августа, но чаще на 1—2-ю декады сентября. У осеннего вида *Hygrophorus hypothecijus* плодоношение начинается в 1-й декаде сентября с максимумом

Т а б л и ц а 14

Распределение урожая *Boletus edulis* (%) по декадам в березняке разнотравном (участок 2)

Год	Урожай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь		
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я
1970										
1971	6.4	—	—	—	—	—	8.9	14.6	25.0	51.5
1972	5.8	—	—	—	6.2	8.3	56.4	15.7	13.4	
1973	3.2	—	—	—	—	—	61.5	38.5		
1974	5.4	—	—	—	—	—	35.3	64.7		
1974	65.9	1.0	26.5	16.7	4.3	40.9	2.8	6.1	1.1	0.6
1975	30.1	—	—	5.8	—	—	0.4	19.8	22.7	51.3
1976	39.6	—	—	15.4	15.2	37.1	15.1	17.2		
1977	6.3	—	7.6	32.8	26.5	7.7	—	25.4		
1978	17.8	—	—	—	14.9	25.5	32.6	24.3	2.7	
1979	2.4	—	—	—	46.7	26.7	—	—	26.6	
1981	31.3	—	11.0	21.2	33.6	14.0	15.6	4.6		
1982	3.2	—	—	—	—	—	41.9	15.2	42.9	
1983	4.2	—	—	—	—	—	—	74.1	25.9	
1984	3.2	—	—	7.5	—	30	—	62.5		
1985	16.2	—	—	—	43.4	—	9.9	25.2	21.5	
1986	2.6	—	—	—	—	—	—	48.5	—	51.5
1987	1.8	—	27.3	—	—	54.5	18.2			
Средний	13.6	0.3	8.9	11.3	13.1	22.1	12.1	17.0	6.9	8.3

П р и м е ч а н и е. В 1980 г. плодоношение отсутствовало.

Распределение урожая *Boletus edulis* (%) по декадам в сосняке черничном

Год	Урожай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Октябрь	
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я
1971	4.9	—	—	—	—	—	61.3	—	—	38.7		
1972	12.1	—	—	—	—	—	29.2	44.3	26.5			
1974	50.3	—	—	1.8	—	58.5	30.9	4.1	4.7			
1975	44.8	—	—	—	—	—	—	2.4	13.6	74.7	9.3	
1976	1.8	—	—	—	—	—	—	38.4	61.6			
1977	29.1	—	—	—	10.4	—	6.6	83.0				
1978	21.3	—	—	—	63.5	—	—	29.7	6.8			
1979	8.1	—	—	—	—	—	100					
1980	15.2	—	52.6	—	—	—	—	—	4.7	32.6	10.1	
1981	22.5	30.3	—	—	10.3	59.4						
1982	8.6	—	—	—	—	—	57.0	19.6	—	23.4		
1983	61.7	—	—	—	—	—	5.2	27.1	11.7	56.0		
1984	31.1	—	—	27.6	29.5	—	—	37.8	—	5.1		
1985	49.7	—	—	—	10.4	12.7	18.5	36.1	19.5	2.8		
1986	15.8	—	—	—	—	—	10.6	31.8	30.3	27.3		
1987	9.0	—	23.9	23.0	—	—	53.1					
Средний	21.4	1.8	2.6	3.0	8.6	12.7	14.5	24.0	9.5	21.8	1.5	

Примечание. В 1970 и 1973 гг. плодоношение отсутствовало.

в 3-й декаде и 21 % урожая приходится на 1-ю декаду октября. Так же как и в березняке разнотравном, короче период плодоношения с перерывом на одну декаду у низкоурожайных видов грибов. У доминанта *Suillus bovinus* максимум урожая в 3-й декаде августа, но основная его часть приходится на сентябрь. Очень сходны распределения урожая за период плодоношения у *Gomphidius roseus* и *Suillus bovinus*, что согласуется с ранее высказанным предположением о существовании между этими видами взаимоотношений, основанных на особенностях их экологии (Шубин, Крутов, 1979). У видов рода *Russula* с очень слабым плодоношением весь урожай приходится на 2-ю декаду августа. Следует отметить, что в березняках разнотравных, где представители рода *Russula* доминируют среди макромицетов, максимум их урожая также падает на 2-ю декаду августа.

Основным объектом заготовок в березняке разнотравном и сосняках черничных является *Boletus edulis*. В березняке разнотравном V класса возраста максимальный урожай *B. edulis* приходится на высокоурожайный 1974 год, в неурожайный 1980 год плодоношение отсутствовало (табл. 14). В высокоурожайный 1981 год урожай *B. edulis* был близким к средним по условиям плодоношения 1974 и 1975 гг. В 1974 г. плодоношение самое раннее и продолжительное. При высоких и средних урожаях плодоношение не прерывается, хотя может иметь несколько подъемов и спадов. Исключением являются 1975 и 1985 гг., когда начавшееся в июле плодоношение прекратилось из-за наступления засушливого периода и возобновилось только в сентябре. В годы с низкими урожаями плодоношение продолжается в течение 2—3 декад и часто прерывается.

В сосняке черничном спелом VI класса возраста колебания в плодоношении *Boletus edulis* менее выражены, чем в березняке разнотравном (табл. 15). На высокие и средние урожаи приходится около половины лет наблюдений. Даже в наиболее неблагоприятный для плодоношения 1980 год урожай был близким к среднему. При этом половина урожая пришлась на середину лета, а остальная — на вторую половину сентября и начало октября. В то же время более резко выражена прерывистость плодоношения. Такая особенность плодоношения свидетельствует о меньшем угнетении мицелия при наступлении неблаго-

приятных условий, что обеспечивает более быстрое восстановление плодоношения. Например, в 1984 г. плодоношение *B. edulis* прерывалось жаркой и сухой погодой в 3-й декаде июля, но позднее возобновилось, что обеспечило урожай выше среднего, тогда как в березняке разнотравном урожай в этом году был низким. Более половины урожая в сосняке приходится на сентябрь. Способность *B. edulis* к позднему плодоношению обеспечивает высокие (1975, 1983) и средние (1977, 1986) урожаи в годы с неблагоприятными для плодоношения макромицетов погодными условиями в летний период, но с теплой, без ранних заморозков осенью. Характерным в этом отношении является 1983 год, когда в сосняке отмечен максимальный (61.7 кг/га) урожай *B. edulis*. В августе выпало наименьшее количество осадков (38.3 мм) за период наблюдений, и высокий урожай был обеспечен в основном (56 %) плодоношением в 3-й декаде сентября. В этот год в березняке урожай *B. edulis* был низким (4.2 кг/га) и также поздним, с максимумом (74.1 %) плодоношения в 1-й декаде сентября, но оно прекратилось во 2-й декаде. Из приведенного примера видно, что осеннее понижение температуры воздуха не оказывает такого отрицательного влияния на плодоношение *B. edulis* в сосняке по сравнению с березняком, так как в сосняках температура почвы понижается медленнее. Возможно, существуют различия в температурных оптимумах для плодоношения *B. edulis* f. *pinicola* и *B. edulis* f. *betulicola*.

Существует мнение, что плодоношение *Amanita muscaria* предшествует плодоношению *Boletus edulis* (Васильков, 1955). Эта связь отразилась в народных приметах: «появятся мухоморы — жди белых грибов» или «красный мухомор дорогу белому грибу показывает». По наблюдениям В. И. Шубина (1986), в средне- и высокоурожайные для *B. edulis* годы максимумы плодоношения *Amanita muscaria* и *Boletus edulis* в большинстве случаев совпадают или же максимум плодоношения *Amanita muscaria* наступает позже на 1—2 декады, т. е. во все годы при основном плодоношении *A. muscaria* происходило и плодоношение *Boletus edulis*. Начало плодоношения у *Amanita muscaria* чаще наступает позднее, чем у *Boletus edulis*, но нами не учитывалось плодоношение макромицетов в июне. Распространение рассматриваемых видов по типам леса совпадает, и они имеют общих симбионтов среди лесообразующих пород таежной

Т а б л и ц а 16

Распределение урожая *Russula aeruginea* (%) по декадам в березняке разнотравном (участок 2)

Год	Урожай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Октябрь
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я
1970	17.3	—	16.7	19.4	15.2	—	2.3	12.3	10.1	24.0	
1971	23.4	—	—	—	15.3	14.8	49.5	16.0	2.1	2.3	
1972	12.3	—	—	—	—	—	51.8	25.1	20.3	2.8	
1973	19.8	—	—	—	—	—	4.4	66.2	26.6	2.8	
1974	161.9	0.1	9.5	26.6	13.1	32.6	10.6	6.2	0.9	0.4	
1975	52.3	—	—	15.9	0.5	1.1	—	—	13.5	62.0	7.0
1976	76.5	—	—	5.0	11.5	48.9	27.4	5.0	2.2		
1977	130.6	—	1.1	19.2	41.5	13.2	13.0	10.2	0.9	0.9	
1978	74.6	—	—	—	23.8	20.5	23.1	29.0	3.6		
1979	103.3	—	—	38.9	16.1	28.3	9.2	3.2	3.2	1.1	
1980	25.3	—	55.7	13.9	1.2	—	19.6	6.6	1.6	1.4	
1981	143.8	1.4	18.6	11.2	31.9	13.5	10.0	9.5	3.5	0.4	
1982	85.6	—	—	—	10.1	59.7	23.7	4.2	2.3		
1983	54.3	7.0	7.1	3.4	7.6	8.6	12.2	41.1	11.8	1.2	
1984	54.9	1.5	25.8	20.3	17.4	15.3	3.6	10.9	4.2	0.6	0.4
1985	39.1	—	—	5.1	18.6	9.8	8.8	29.5	19.6	8.6	
1986	11.2	—	27.9	10.0	3.3	20.8	11.5	5.0	20.1	1.4	
1987	27.6	—	0.7	17.4	31.0	19.7	22.0	3.1	3.8	2.3	
Средний	61.9	0.6	7.4	14.8	18.8	22.6	14.4	12.0	4.9	4.2	0.3

зоны. Большое сходство между ними по распространению на обнажениях минеральных горизонтов и по повышенным урожаям в однопородных насаждениях по сравнению со смешанными.

Amanita muscaria — один из урожайных макромицетов березняков разнотравных. Высокие урожаи отмечены подряд в 1973—1976 гг. Особенностью *A. muscaria* является обильное плодоношение в годы с засушливым летом, неблагоприятным для формирования плодовых тел большинства макромицетов. По нашему мнению, это обусловлено устойчивостью *A. muscaria* к недостатку влаги в летний период и способностью к плодоношению при пониженных осенних температурах.

В березняках разнотравных V класса возраста большая часть урожая приходится на *Russula aeruginea* и *R. xerampelina*, у которых за период наблюдений отмечены близкие урожаи (табл. 16, 17). Однако у *R. aeruginea* нарастание урожая идет интенсивнее, раньше наступает максимум и раньше заканчивается плодоношение осенью, чем у *R. xerampelina*. Кроме того, урожаи *R. aeruginea* по сравнению с таковыми *R. xerampelina* выше в годы с засушливым летом, и, наоборот, в годы с благоприятными для большинства макромицетов погодными условиями урожаи выше у *R. xerampelina*. *R. aeruginea* быстрее начинает плодоношение после выпадения значительных осадков в летний период, и за счет этого обеспечивается урожай в засушливые годы. Например, в 1980 г. после дождей в начале июля началось плодоношение *R. aeruginea* и в течение 2-й декады было собрано 55.7 % общего урожая, тогда как плодоношение *R. xerampelina* отмечено только в августе, и общий урожай был в 4 раза меньше, чем урожай *R. aeruginea*.

Можно предполагать, что указанные особенности плодоношения двух доминирующих видов отражают и их активность в питании березы в разные по погодным условиям вегетационные периоды.

Из данных рис. 8 и 9 видно, что карпофоры *Russula aeruginea* и *R. xerampelina* располагаются на одних и тех же местах. Аналогичное размещение карпофоров этих видов отмечено и на 6 других постоянных участках в березняках и 2 участках в сосняках черничных. По размещению карпофоров можно заключить, что

Т а б л и ц а 17

Распределение урожая *Russula xerampelina* (%) по декадам в березняке разнотравном (участок 2)

Год	Урожай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Октябрь	
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я
1970	140.1	—	—	0.3	0.2	0.2	18.4	46.8	28.6	5.5		
1971	251.7	—	—	—	0.7	9.9	54.0	29.8	4.2	1.3	0.1	
1972	18.3	—	—	—	—	—	9.7	25.5	59.1	3.8	0.8	1.1
1973	0.3	—	—	—	—	—	—	—	100			
1974	229.9	—	0.1	1.1	11.5	57.2	14.3	9.3	4.4	2.0	0.1	
1975	8.8	—	—	0.9	—	—	—	3.6	12.4	68.5	14.6	
1976	40.3	—	—	3.4	28.6	34.9	23.3	7.5	2.3			
1977	68.8	—	0.3	11.3	40.9	24.7	9.8	8.8	2.1	2.1		
1978	29.3	—	—	—	0.1	15.9	29.4	31.5	21.5	1.6		
1979	39.8	—	—	6.6	23.6	24.0	10.9	18.0	13.3	3.6		
1980	6.4	—	—	—	—	10.8	18.9	14.3	50.5	2.5	2.5	0.5
1981	67.6	—	0.2	6.5	28.2	20.3	26.8	10.7	5.9	1.4		
1982	20.3	—	—	—	10.1	30.7	44.2	9.1	5.9			
1983	22.7	—	—	0.7	—	1.3	16.1	48.0	24.7	8.5	0.7	
1984	15.5	—	—	12.9	10.3	23.1	4.1	38.3	6.7	1.9	2.7	
1985	42.5	—	—	5.3	8.1	5.6	1.3	24.6	29.9	25.2		
1986	18.3	—	14.4	7.0	1.7	—	23.1	17.9	32.8	3.1		
1987	42.3	3.8	4.0	3.0	13.0	19.9	33.1	6.8	12.4	4.0		
Средний	59.1	0.18	0.4	2.5	10.6	22.9	26.3	21.6	11.4	3.9	0.2	0.02

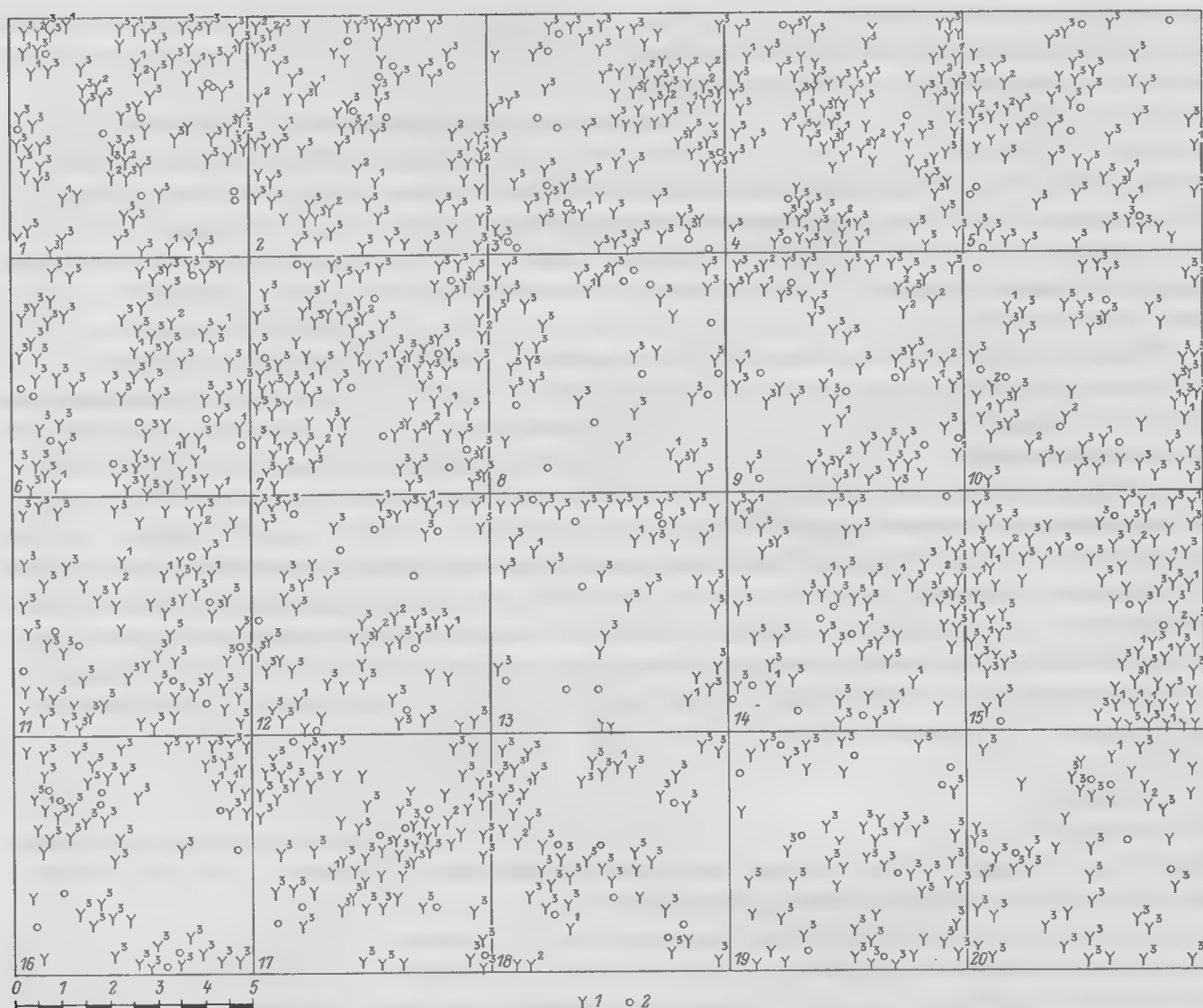


Рис. 8. Расположение *Russula aeruginea* в березняке разнотравном. Участок 1 (контроль).

По наблюдениям в 1970 г. (без индекса), 1971 (1), 1972 (2) и 1973 (3) гг. Индексы — годы наблюдений. 1 — гриб, 2 — дерево. Здесь и на рис. 9, 10, 12, 19—23, 26, 28 слева внизу в квадратах — порядковые номера.

между *R. aeruginea* и *R. xerampelina* отсутствуют антагонистические взаимоотношения. Желательно проследить размещение мицелиев этих видов по профилю почвы. Возможно, мицелий *R. aeruginea* расположен ближе к поверхности почвы и поэтому быстрее реагирует на наступление благоприятных погодных условий.

Из съедобных микоризных грибов наиболее позднее плодоношение у *Hygrophorus hypothejus*. В сосняке черничном III класса возраста его плодоношение начинается в 1-й декаде сентября и заканчивается во 2—3-й декадах октября (табл. 18). В 1972 и 1980 гг. на 2-ю декаду октября приходится максимум урожая и, по-видимому, плодоношение интенсивно продолжалось после окончания наблюдений. Максимальный урожай отмечен в благоприятный для плодоношения макромицетов 1974 год. После 1977 г. урожаи *H. hypothejus* были низкими, кроме 1981 г., а в последние 3 года практически отсутствовали, что указывает на ухудшение условий для его плодоношения. В сосняке черничном VI класса возраста и сосняке брусничном II класса возраста такого падения урожая *H. hypothejus* не происходило и максимальный урожай отмечен в 1983 г.

В березняках разнотравных и сосняках черничных за период наблюдений встречено 47—50 видов макромицетов. Из сапротрофов в березняках разнотравных относительно урожайными были *Collybia butyracea*, *C. driophila* и *Lycoperdon perlatum*. Плодоношение макромицетов-ксилотрофов было слабым

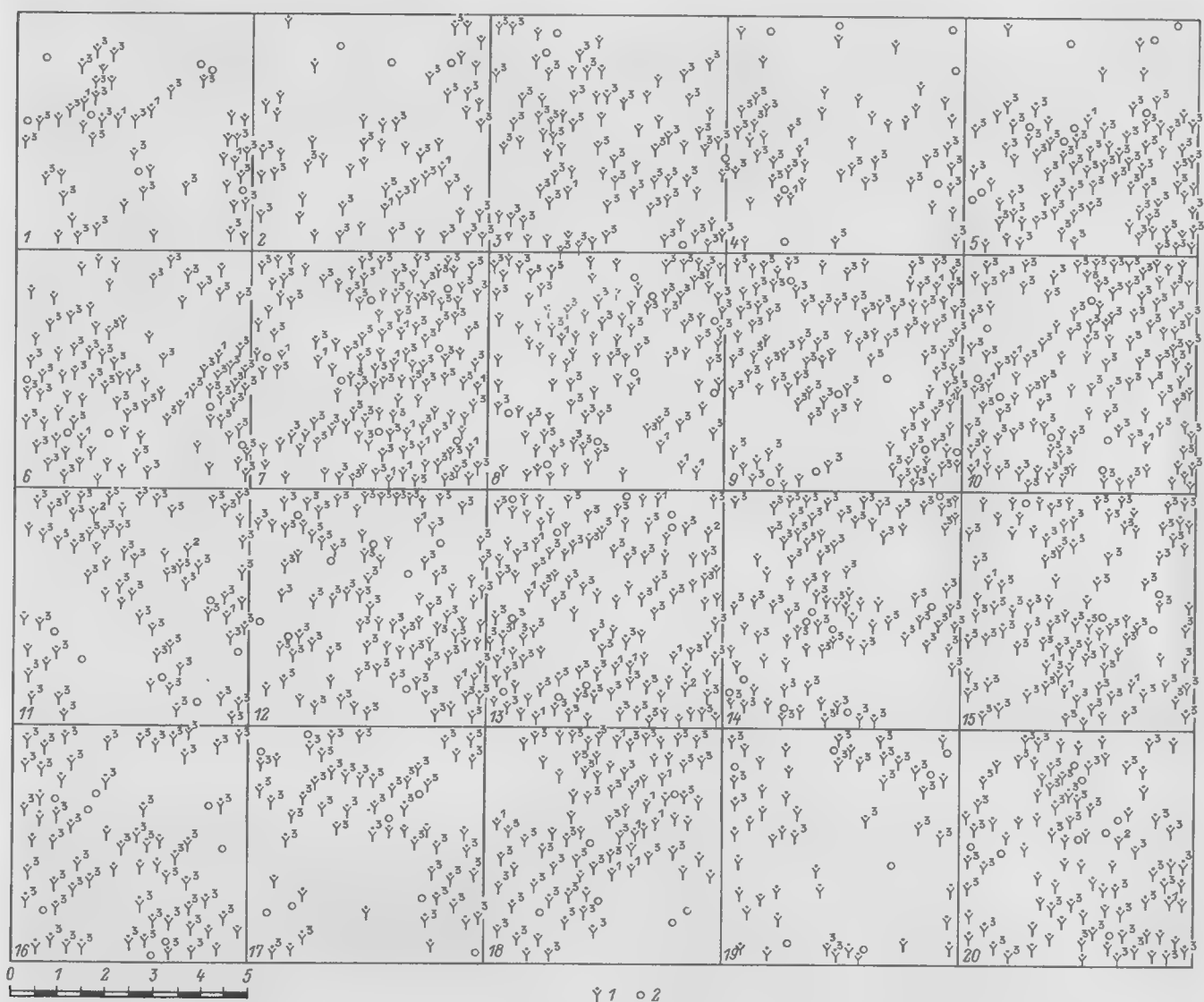


Рис. 9. Расположение *Russula xerampelina* в березняке разнотравном. Участок 1 (контроль). Обозначения те же, что и на рис. 8.

и не ежегодным. Объясняется это тем, что крупный валежник на участках для наблюдений за плодоношением макромицетов отсутствовал, а усохшие деревья периодически удалялись.

Картирование плодовых тел в течение нескольких лет показало, что в березняках и сосняках макромицеты в пределах участков появляются беспорядочно и чаще обособленными группами. Только на одном участке березняка разнотравного отмечено формирование «ведьминого круга» микоризным грибом *Suillus piperatus* (рис. 10). Возможно, это связано со способностью мицелия *S. piperatus* обеспечивать высокую супрессивность почвы, подавляющую развитие других макромицетов.

По нашим наблюдениям, плодоношение раннелетних видов обычно слабое и кратковременное, но бывают исключения. Так, в 1981 г. при поздней весне и заморозках в конце мая отмечено необычайно обильное плодоношение «колосовиков», начавшееся в первой декаде июня. Основное плодоношение *Boletus edulis* и *Leccinum scabrum* пришлось на 2-ю декаду, а *L. testaceoscabrum* и *Suillus granulatus* — на 3-ю декаду. Вначале грибы появились в сосняках брусничных среди покрова из лишайников и вереска. В сосняках черничных *Leccinum testaceoscabrum* плодоносил с 3-й декады июня до середины июля. По-видимому, обильному раннелетнему плодоношению макромицетов в 1981 г. способствовало то, что предыдущий год был исключительно неурожайный из-за малого коли-

Распределение урожая *Hygrophorus hypothejus* (%) по декадам в сосняке черничном

Год	Урожай, кг/га	Июль			Август			Сентябрь			Октябрь	
		1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я	3-я	1-я	2-я
1970	29.9	—	—	—	—	—	—	—	—	10.7	89.3	
1971	13.3	—	—	—	—	—	—	—	—	36.7	63.3	
1972	16.6	—	—	—	—	—	—	—	—	0.3	3.2	96.5
1973	22.6	—	—	—	—	—	—	—	0.1	4.3	95.6	
1974	61.6	—	—	—	—	—	—	1.5	15.5	35.1	34.2	13.7
1975	25.6	—	—	—	—	—	—	—	0.1	69.2	30.7	
1976	2.9	—	—	—	—	—	—	2.8	97.2			
1977	15.6	—	—	—	—	—	—	14.1	14.0	14.0	57.9	
1978	7.1	—	—	—	—	—	—	—	22.4	77.6		
1979	4.7	—	—	—	—	—	—	—	1.7	98.3		
1980	2.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10.5	89.5
1981	12.8	—	—	—	—	—	—	—	38.8	61.2		
1982	0.6	—	—	—	—	—	—	—	30.8	5.1	64.1	
1983	4.4	—	—	—	—	—	—	—	1.4	29.0	51.5	18.1
1984	5.0	—	—	—	—	—	—	3.2	13.3	12.7	70.8	
1986	0.5	—	—	—	—	—	—	—	6.7	33.3	60.0	
1987	0.2	—	—	—	—	—	—	—	41.7	58.3		
Средний	13.3	—	—	—	—	—	—	1.5	9.8	31.3	45.1	12.3

Примечание. В 1985 г. плодоношение отсутствовало.

чества летних осадков, но осень была теплой и влажной, благоприятной для развития почвенного мицелия. В зиму 1980 / 81 г. снега выпало больше нормы, и весной снег сошел поздно. В течение июня отмечено максимальное за период наблюдений количество осадков при температуре, близкой к средней. Такое сочетание условий и обеспечило обильное плодоношение ранних видов съедобных грибов. Благоприятными в этом году были погодные условия для плодоношения макромицетов в августе и сентябре, в результате чего урожай макромицетов за эти месяцы оказался в 2 раза выше среднего.

Осенью плодоношение макромицетов в большинстве случаев прекращается с наступлением заморозков. Однако при установлении затем теплой погоды плодоношение некоторых видов может возобновиться. Так, в 1963 г. после заморозков 20—21 сентября наступило потепление и в первой декаде октября отмечено появление *Lactarius deliciosus* и *L. torminosus*. В некоторые годы, например в 1970-м, заморозки с выпадением снега начались при обильном плодоношении макромицетов, карпофоры которых сохранились до весны следующего года. Таким образом, возможности грибницы в образовании плодовых тел макромицетов из-за ранних заморозков часто реализуются не полностью. Реже прекращение плодоношения макромицетов бывает не связано с погодными условиями. Так, в 1974 г. интенсивное плодоношение макромицетов в июле—августе в основном прекратилось в первой декаде сентября, задолго до наступления заморозков. По-видимому, рано начавшееся и продолжительное плодоношение, обеспечившее исключительно высокий урожай макромицетов, к началу осени полностью истощило возможности мицелия. В 1988 г. жаркое, с малым количеством осадков лето задержало плодоношение макромицетов, которое началось в конце 1-й декады и закончилось в 3-й декаде августа. Можно предположить, что в этом случае развитие мицелия было ограничено недостатком влаги в почве, и это также ограничило срок плодоношения и урожай макромицетов. Оба примера указывают на возможную зависимость урожая симбионтов от потенциальных возможностей мицелия.

Основными грибными угодами таежной зоны являются хвойно-лиственные молодняки зеленомошной группы, в которых разнообразнее видовой состав

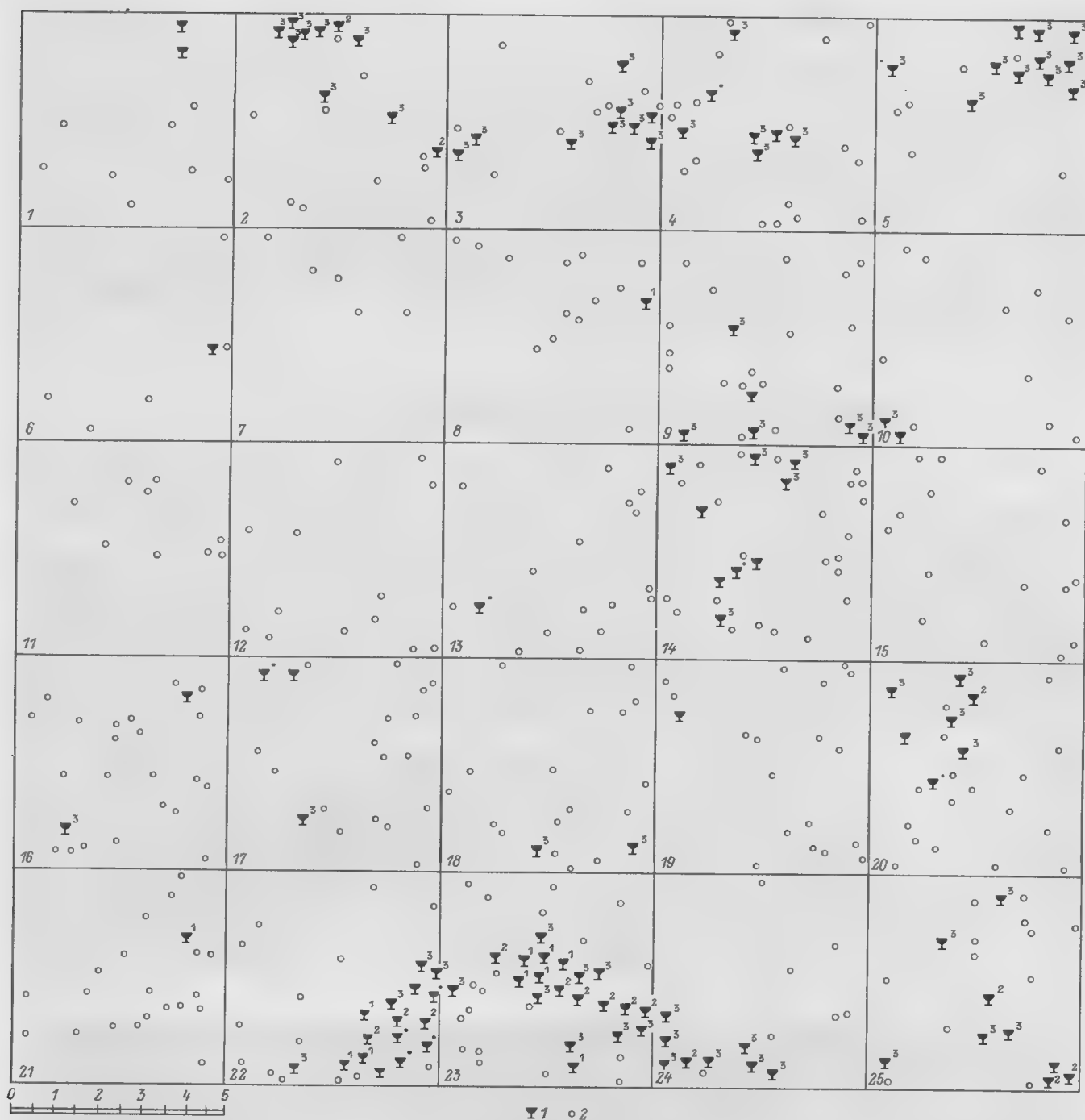


Рис. 10. Часть «ведьминого круга» *Suillus piperatus* в березняке разнотравном. Участок 2 (контроль).

По наблюдениям в 1970 г. (без индекса), 1971 (точка), 1972 (1), 1973 (2) и 1974 (3) гг. Индексы — годы наблюдений. 1 — гриб, 2 — дерево.

микоризных грибов, что обеспечивает высокие урожаи. В них заготавливают виды родов *Leccinum*, *Lactarius* и *Russula*. Из лиственных обычно преобладает береза, обеспечивающая появление *Lactarius flexuosus*, *L. resimus*, *L. torminosus* и *Leccinum scabrum*. Поэтому береза как симбионт и почвоулучшающая лесообразующая порода имеет большое значение для формирования запасов грибов таежной зоны. Березовые насаждения характеризуются наиболее высокими урожаями съедобных грибов (Шубин, 1965, 1971; Тюрин, Шишкин, 1975; Мироненко, 1986). Кроме того, на песчаных почвах береза и другие почвоулучшающие породы стимулируют плодоношение симбионтов сосны из родов *Lactarius*, *Russula* и *Suillus*.

В однопородных (чистых) насаждениях состав грибов беднее, но в них создаются наиболее благоприятные условия для плодоношения *Boletus edulis* (Шубин, 1986). По-видимому, *B. edulis* обладает слабой конкурентной способ-

ностью и интенсивнее развивается при ограниченном составе микоризных грибов.

Наиболее широко распространены *B. edulis* f. *penicola* и *B. edulis* f. *betulicola*, которые встречаются на всей территории Карельской АССР и примерно до широты г. Апатиты на Кольском полуострове. Плодоношение *B. edulis* f. *edulis* в северной подзоне тайги отмечено нами под Архангельском, а в средней подзоне, на широте г. Петрозаводска, он появляется в отдельные годы. Плодоношение этой формы усиливается в южной подзоне. Так, по данным О. С. Русакова (1968), в Новгородской области урожай *B. edulis* f. *edulis* в спелых ельниках составил 103 кг/га, что почти в 2 раза выше, чем сосновая и березовая формы в спелых сосняках и березняках.

Влияние фауны на макромицеты

Грибы используются в пищу многими представителями животных и насекомых, которые способствуют их распространению. Они охотно поедаются коровами, козами, медведями, оленями, белками и мышами.

Возможно, существенное воздействие на плодоношение макромицетов оказывают почвенные беспозвоночные, которые используют в пищу мицелий, споры и растительные остатки, пронизанные гифами грибов. Мицелий многих видов грибов, включая базидиальные, служит пищей для колембол и личинок двукрылых насекомых (Козловская, 1980). Установлена избирательность беспозвоночных по отношению к видам грибов в пределах одной трофической группы. Так, нематоды сильно разрушали культуры *Suillus granulatus*, тогда как не повреждали культуры *Mycelium radicis atrovirens* (Riffle, 1967). По наблюдениям Л. С. Козловской (1980), колемболы могут питаться только одним мицелием некоторых сапротрофных и микоризных грибов, тогда как мицелий других, например *Marasmius scorodonius* и *Suillus variegatus*, действует на них как яд. Беспозвоночные микофаги, уничтожая мицелий микоризных грибов, ослабляют микоризообразование у древесных растений (Chakraborty et al., 1985). Отмечается повреждение микориз сосны нематодами (Mendes, 1972; Riffle, 1973).

Из сказанного видно, что существующие сложные отношения между грибами и беспозвоночными должны влиять на формирование почвенных биоценозов, состав и плодоношение макромицетов.

Следует отметить, что численность беспозвоночных в лесных почвах таежной зоны небольшая, и поэтому, по мнению Л. С. Козловской (1980), они не представляют угрозы для существования мицелия. По-видимому, этим можно объяснить, что в почвах естественных лесных биоценозов макромицеты доминируют по массе среди микроорганизмов. Однако из этого не следует, что беспозвоночные не воздействуют на плодоношение макромицетов. Роль их возрастает с увеличением биомассы беспозвоночных при повышении плодородия почвы. Важно подчеркнуть, что лесохозяйственные мероприятия, направленные на повышение плодородия почвы и ускорение круговорота веществ, активизируют участие беспозвоночных в почвенных процессах, т. е. в перспективе необходимость изучения рассматриваемого вопроса будет возрастать.

В качестве примера о роли почвенных беспозвоночных в ограничении развития мицелия *Paxillus involutus* можно привести результаты наблюдений в опытах с внесением удобрений. Удобрения N и NPK из расчета 60—120 кг/га действующего вещества вносили ежегодно в сосняке брусничном II класса возраста и березняке разнотравном III класса возраста. В обоих насаждениях удобрения вызывали появление и доминирование *Paxillus involutus*. Однако если в сосняке при среднем урожае *P. involutus* 33—73 кг/га развился обильный почвенный мицелий, пронизывающий подстилку и опад, то в березняке при

среднем урожае 79—153 кг/га видимые скопления мицелия встречались очагами. Зато в березняке в подстилке были отмечены многочисленные кладки насекомых.

Возможно и косвенное влияние животных на плодоношение грибов. Так, отмечено, что в засушливое лето 1965 г. в начале сентября при очень слабом плодоношении грибов *Leccinum aurantiacum* появился в ельнике чернично-кисличном с примесью осины и березы на участках с большим количеством кротовых выбросов. Там, где следы деятельности кротов отсутствовали, грибов не обнаружено. Согласно исследованиям Б. Абатурова и Л. Карпачевского (1966), подземные ходы кротов в широколиственных еловых лесах Московской области могут составить 2—6 % объема верхнего 10-сантиметрового слоя почвы. В результате деятельности кротов увеличиваются скважинность и водопроницаемость почвы, изменяется характер увлажнения почвы в связи с перераспределением влаги по кротовинам. По-видимому, изменения во влажности почвы на участках с ходами кротов способствовали плодоношению *Leccinum aurantiacum* в засушливое лето.

Существенное влияние на плодоношение макромикетов в лесу оказывают муравьи. Так, в сосняке черничном спелом карпофоры *Paxillus involutus* появляются не только на муравейнике (рис. 11), но и на прилегающей территории, которая испытывает воздействие муравьев (рис. 12). Плодоношение *P. involutus* свидетельствует о повышенном содержании в почве азота. На этой же территории, вблизи муравейника, заметно увеличение числа *Boletus edulis*. Для выявления причин стимулирования плодоношения *B. edulis* необходимы дополнительные исследования.

Основными конкурентами человека в использовании урожая грибов являются личинки комаров и мух, вызывающие «червивость» плодовых тел. Потери урожая грибов в средней подзоне тайги от поражения личинками насекомых составляют около 50 % (Шубин, 1965). По наблюдениям А. А. Скрыбиной и Т. Г. Лариной (1967), в Горьковской области из урожая 1964 г. 40 % грибов было червивыми, в то же время наиболее высокая (60 %) червивость грибов в сосняках лишайниковых обусловлена преобладанием трубчатых.



Рис. 11. *Paxillus involutus* на муравейнике в сосняке черничном.

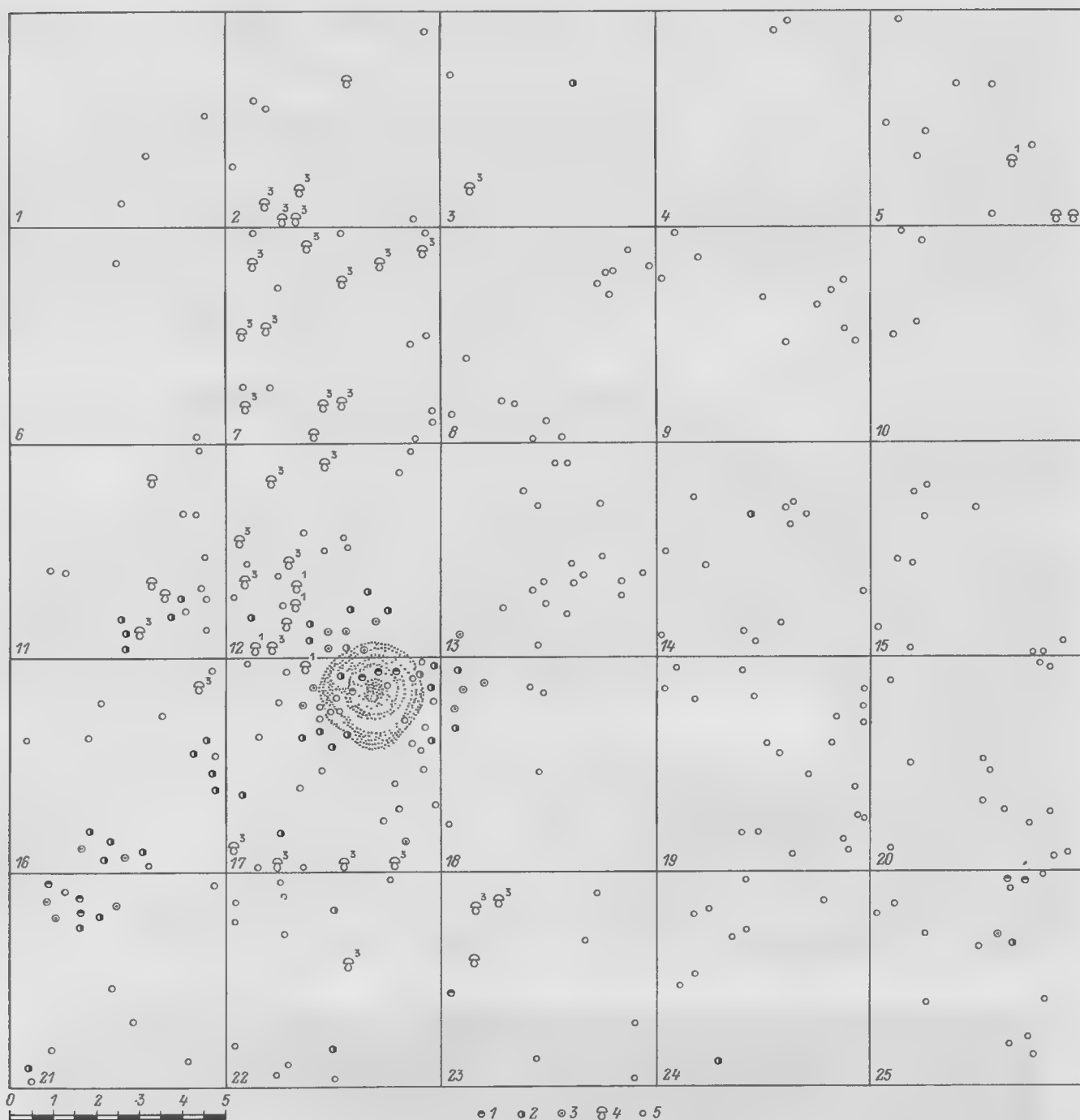


Рис. 12. Влияние деятельности муравьев на плодоношение *Paxillus involutus* (1—3) и *Boletus edulis* (4) в сосняке черничном VI класса возраста.

По наблюдениям: за *Paxillus involutus* в 1971 г. (1), 1972 (2), 1973 г. (3); за *Boletus edulis* в 1971 г. (без индекса), 1972 (1), 1974 (3) гг. Индексы — годы наблюдений. 5 — сосна. Круг — муравейник в квадратах 12, 17.

Макромицеты различаются по степени повреждения насекомыми. Повышенной устойчивостью обладают *Cantharellus cibarius*, *Scutiger ovinus*, *Tylopilus felleus*, виды рода *Lycoperdon*, но и они поражаются личинками двукрылых (Яковлев, 1980).

Очень высока повреждаемость насекомыми *Suillus bovinus*, *S. granulatus*, *S. luteus* и особенно *Lactarius deliciosus*, *L. deterrimus*. В целом же повреждаемость трубчатых макромицетов выше, чем пластинчатых (Шубин, 1971). В меньшей степени повреждаются грибы весенние (*Gyromitra esculenta*) и осенние (*Armillariella mellea*, *Hygrophorus hypothecus*, *Tricholoma flavovirens*). Это связано с тем, что яйцекладущие самки многих видов двукрылых, вредителей плодовых тел, массовы лишь в период основного плодоношения грибов в июле—сентябре (Шубин, Яковлев, 1983). Кроме того, в *Gyromitra esculenta* избегают

поселяться многие виды двукрылых, обычные в агариковых грибах (Яковлев, 1980), что может объясняться не только сроками плодоношения, но и особенностями химического состава плодовых тел.

В холодную и дождливую осень «червивость» грибов меньше, но увеличивается обилие погрызов их слизнями, что отмечалось еще С. Т. Аксаковым (1856). Подобное явление наблюдалось нами в 1976 г. с обильными осадками в августе и первой половине сентября. Слизни выедали ножку гриба до такой степени, что она переламывалась.

Из наших данных видно, что червивость основных макромицетов в березняке разнотравном очень резко изменяется по годам, а в пределах одного года — по видам (табл. 19). Средняя червивость для всех видов грибов за весь период наблюдений составила 33 %, с колебаниями по годам от 3 (1973 г.) до 85 % (1985 г.). Наименьшая червивость (3—9 %) отмечена в низкоурожайные 1972 и 1973 годы, когда из-за малого количества осадков в летний период основное плодоношение пришлось на сентябрь. Низкая червивость (13—17 %) отмечена в средние по урожайности 1971 и 1983 годы. В эти годы также отмечено более позднее появление основного урожая грибов. Наиболее высокая (62—85 %) червивость приходится на средние по урожайности 1984 и 1985 годы. В самые урожайные за период наблюдений 1974 и 1981 годы червивость грибов составила 27—40 %.

Колебания червивости грибов по годам обусловлены в основном сроками плодоношения, что можно видеть на примере *Boletus edulis*. Например, в 1983 и 1984 гг. основной урожай *B. edulis* пришелся на сентябрь, и червивость его составляла 31—33 %, а в 1976—1978 гг., при основном плодоношении в августе, — 57—68 %. В 1984 г. в сосняках брусничных *B. edulis* появился в конце июля, а в начале августа наступила жаркая сухая погода и почти все грибы были поражены насекомыми. Пригодные для сбора экземпляры можно было найти только в местах с развитым напочвенным покровом и при редком размещении плодовых тел. На участках со слабо развитым растительным покровом *B. edulis* встречался большими (по несколько десятков) группами, но из-за сплошной червивости не представлял интереса для сборщиков.

По данным Е. Б. Яковлева (1980), *B. edulis* поражается в основном личинками грибных комаров, комаров-лимониид, мух-антомиид и плодовых мушек. Один вид грибного комара (*Cordyla brevicornis*) оказался в березняке разнотравном специфичным для *B. edulis*, *Amanita muscaria* и *Russula aeruginea*.

При близких сроках плодоношения в урожайные годы червивость ниже, чем в неурожайные (Шубин, 1971). Это вызвано тем, что темпы развития насекомых в урожайные годы отстают от нарастания массы грибов. Развитие личинок в плодовых телах вызывает замедление, а затем прекращение роста гриба. При сильном поражении прекращение роста наблюдается у только что появившихся над поверхностью почвы экземпляров. Поэтому в неурожайные годы не только возрастает число пораженных насекомыми плодовых тел, но и уменьшаются размеры грибов, пригодных для использования.

Средняя червивость за период наблюдений была ниже у видов рода *Lactarius* (3—25 %) и у *Paxillus involutus* (24 %), а самая высокая — у видов рода *Leccinum* (49—53 %) и у *Boletus edulis* (46 %). У отдельных видов грибов червивость урожая за год часто составляла от 6 до 100 %, в том и другом случае плодоношение было слабым. Связано это с кратковременностью плодоношения (обычно в течение одной декады) и временем, в которое оно происходило. У доминирующего *Russula aeruginea* колебания червивости по годам менее выражены.

В расположенном рядом в аналогичных условиях сосняке черничном II класса возраста средняя червивость грибов за тот же период наблюдений составила 50 %, а в сосняке черничном VI класса возраста — 47 %. На обоих участках отмечались те же особенности в колебаниях червивости грибов по годам

Урожай (кг/га) и состояние макромиксов (червивость, %) в березняке разноотравном (участок 2)

Год	<i>Boletus edulis</i>	<i>Lactarius flexuosus</i>	<i>L. necator</i>	<i>L. resinus</i>	<i>L. torminosus</i>	<i>Leccinum scabrum</i>	<i>L. testaceoscabrum</i>	<i>Paxillus involutus</i>	<i>Russula aeruginea</i>	<i>R. xerampelina</i>	Среднее
1971	5.8/5	0.6/0	—	—	3.3/3	2.0/0	2.0/10	—	23.4/19	251.7/13	288.8/13
1972	3.2/0	0.1/0	—	—	—	—	—	—	12.3/22	18.3/1	33.9/9
1973	5.4/11	—	—	—	—	—	—	—	19.8/1	0.3/0	25.5/3
1974	65.9/45	0.5/60	—	1.5/0	0.9/0	1.2/75	6.0/28	3.9/28	161.9/46	229.9/8	471.7/27
1975	30.1/35	—	—	—	2.4/0	—	—	6.9/8	52.3/22	8.8/1	100.5/22
1976	39.6/68	—	—	—	1.9/0	2.0/25	2.5/76	0.3/0	76.5/57	40.3/24	163.1/51
1977	6.3/57	—	—	—	3.1/36	0.1/0	3.2/91	2.3/48	130.6/40	68.8/33	217.4/39
1978	17.8/61	0.3/0	—	3.0/0	5.9/0	8.5/75	0.5/0	1.4/36	74.6/57	29.4/20	138.4/48
1979	2.4/75	0.1/0	—	3.2/0	3.7/14	1.7/88	2.2/64	0.6/17	103.3/43	39.8/12	157/34
1980	—	—	—	—	0.1/0	1.4/21	0.6/100	0.8/13	25.3/64	6.4/27	34.6/54
1981	31.3/37	7.1/0	9.6/0	19.5/20	24.5/25	27.1/53	27.1/33	1.4/0	143.8/53	67.6/35	359.0/40
1982	3.2/59	0.2/0	4.0/28	3.4/3	10.3/29	0.9/100	0.4/100	1.6/3	85.6/25	20.3/41	129.9/29
1983	4.2/33	—	—	2.4/0	5.6/0	1.4/100	0.8/25	6.4/0	54.3/21	22.7/9	97.8/17
1984	3.2/31	—	0.2/100	5.2/77	12.8/34	0.8/75	—	7.4/53	54.9/67	15.5/72	100.0/62
1985	16.2/58	—	2.2/32	4.6/22	51.1/22	2.8/79	19.7/65	—	39.1/67	42.5/52	178.2/85
1986	2.6/42	0.6/0	0.4/0	1.4/100	13.8/0	—	1.9/53	—	11.2/50	18.3/32	50.2/30
1987	1.8/0	0.1/0	3.8/0	2.0/50	32.3/14	4.8/0	2.1/100	—	27.6/33	42.3/42	116.8/30
Среднее	14.0/46	0.6/3	1.2/9.9	2.7/25	10.1/18	3.2/53	4.0/49	2.0/24	64.5/44	54.3/20	156.6/33

Примечание. Числитель — урожай, знаменатель — червивость.

и видам грибов. Наименьшая червивость у *Lactarius flexuosus* (19 %), а самая высокая — у *Boletus edulis* (52 %). Червивость *Russula xerampelina* в среднем более чем в 1.5 раза ниже, чем червивость *R. aeruginea*.

ВЫВОДЫ

1. В лесах таежной зоны большинство макромицетов обладает способностью формировать карпофоры с июля по сентябрь, а многие, в том числе хорошо известные съедобные виды, — с июня по октябрь. Существуют большие колебания в сроках наступления, продолжительности и интенсивности плодоношения макромицетов, определяемые погодными условиями.

2. Оптимальные условия для плодоношения макромицетов создаются в годы со значительным количеством осадков и теплой погодой в мае—августе, сухой и без ранних заморозков осенью. Обязательным условием для высоких урожаев макромицетов является теплый и влажный август. Наиболее часто (60 %) плодоношение макромицетов ограничивалось малым количеством осадков в летний период.

3. В средней подзоне тайги для 1959—1987 гг. на годы с высокими (В) урожаями приходится 23 %, со средними (С) — 40 и с низкими (Н) — 37 % от общего числа лет наблюдений. Соотношение урожаев выражается формулой $2B4C4H$. Эта формула точнее отражает существующие колебания в заготовках грибов в Карельской АССР, чем формула $3B4C3H$, установленная А. А. Скрябиной (1974) для всей территории РСФСР.

4. Основным конкурентом человека в использовании урожая грибов являются личинки комаров и мух, вызывающие «червивость» карпофоров. Колебания червивости по годам обусловлены в основном сроками плодоношения: червивость грибов возрастает при летнем их появлении и снижается при осеннем. При близких сроках плодоношения в урожайные годы червивость грибов ниже, чем в неурожайные.

Глава 9. ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБНЫХ РЕСУРСОВ

Охрана видового состава и запасов макромицетов

Увеличивающиеся рекреационные нагрузки на леса в сочетании с загрязнением почвы и атмосферы (тяжелые металлы и кислые дожди) вызывают обеднение видового состава и снижение плодоношения макромицетов. Особенно это выражено в малолесных промышленных странах, где решаются вопросы о мероприятиях по охране грибов. В Италии с 1972 г. разрешено собирать не более 2 кг грибов на человека в день (Herrmann, Kuthan, 1981). В Нидерландах установлено исчезновение 15 видов микоризных грибов в основном из-за отрицательного влияния кислых дождей. Наиболее чувствительными к загрязнению атмосферы оказались микоризные грибы, связанные только или преимущественно с хвойными древесными породами (Arnolds, 1987).

Проблема охраны грибов широко обсуждается и в нашей стране (Лукин, 1977; Мазелайтис, 1978; Пармасто, Каламээс, 1982; Соломахина, 1984; Зерова, 1987). Большинство исследователей считает, что для сохранения разнообразия макромицетов необходимо создание сети заповедников и заказников. В. М. Соломахина (1984) предлагает в лесостепной зоне Украины ввести лицензии на сбор грибов, так как уничтожение микоризных грибов создаст угрозу для лесов республики.

Об актуальности проблемы охраны макромицетов свидетельствует тот факт, что во второе издание «Красной книги СССР» (1984) наряду с другими крупными таксонами впервые включено 19 видов грибов редких и один вид, находящийся под угрозой исчезновения. В 1985 г. вышла «Красная книга Карелии», в которой описано 13 видов редких грибов, подлежащих охране (табл. 87). Большинство грибов этой группы — сапротрофы. Северная граница их ареала проходит в средней подзоне тайги. Исключение составляет *Coprinus atramentarius*, встречающийся на всей территории Карелии, но ареал его сокращается в связи с особенностями хозяйственной деятельности человека. Многие из грибов, подлежащих охране, приурочены к легко подвергающимся антропогенной деградации местообитаниям, например *Clavariadelphus pistillaris*, *Cortinarius violaceus* и *Helvella crispa* — к приручейным и кисличным типам леса. Стратегия охраны рассматриваемых видов грибов заключается главным образом в сохранении их местообитаний (грибовищ).

В отличие от животных и высших растений искусственное выращивание многих макромицетов, особенно микоризных, для их сохранения и распространения в настоящее время невозможно. Кроме того, из-за отсутствия систематического изучения в таежной зоне еще не закончена инвентаризация грибов. Например, слабо изучен очень многочисленный и разнообразный род *Cortinarius*, включающий наряду с съедобными и ядовитые виды. Совершенно нет сведений о подземных грибах. При существующем положении многие, даже не особенно редкие виды, могут быть безвозвратно утеряны, не будучи описанными. Поэтому исключительно большая роль в сохранении видового

Макромицеты, включенные в «Красную книгу Карелии»

Вид гриба	Трофическая группа	Местообитание (тип леса, группа типов и пр.)
<i>Clavariadelphus pistillaris</i> * —		
клавариадельфуз нестиковидный	Сапротроф	Кисличный и приручейниковый
<i>Craterellus cornucopioides</i> — лисичка серая	»	Зеленомошная группа
<i>Coprinus atramentarius</i> — павозник серый	»	Зеленомошная группа, луга, парки
<i>Cortinarius violaceus</i> — паутинник фиолетовый	Симбиотроф	Кисличный, приручейниковый
<i>Helvella crispa</i> — сморчковая шапочка	Сапротроф	»
<i>Pericium coralloides</i> * — ежевик коралловидный	Ксилотроф	»
<i>Laccaria amethystina</i> — лаковица фиолетовая	Симбиотроф	На древесине лиственных
<i>Langermannia gigantea</i> — головач (дождевик) гигантский	Сапротроф	Лишайниковая, зеленомошная группы
<i>Lepista nuda</i> — рядовка фиолетовая	»	Парки
<i>Macrolepiota procera</i> — гриб-зонтик пестрый	»	Зеленомошная группа
<i>M. rhacodes</i> — г.-з. краснеющий	»	»
<i>Mutinus caninus</i> * — мутинус собачий	»	»
<i>Phaeolepiota aurea</i> — феолепиота золотистая	»	Березняки черничные и кисличные
		Кисличные и приручейниковые, парки

П р и м е ч а н и е. Знаком * обозначены виды, включенные в «Красную книгу СССР» (1984).

разнообразие грибов принадлежит лесным заповедникам. К сожалению, в Карельской АССР имеется всего два заповедника — «Кивач» в средней подзоне тайги и «Костомукшский» в северной. Юго-западная (Приладожье) и восточная (Заонежье) части, специфичные по природным и хозяйственным условиям, не имеют заповедных территорий.

Природоохранные мероприятия по отношению к съедобным грибам должны основываться и на использовании их запасов. Биологический запас лесных съедобных грибов для лесопокрытой площади Карельской АССР определен для среднего по урожайности года в размере 164 тыс. т (Шубин, 1965). В годы с высоким урожаем запасы грибов возрастают в 1.5—2 раза, в годы со слабым урожаем снижаются в 6—7 раз. Эксплуатационный (доступный) запас принят равным 40—50 %, при этом следует учесть потерю урожая в результате поражения грибов личинками насекомых, составляющую 50 % (Шубин, 1971).

Использование запасов грибов ориентировочно можно выразить следующими показателями. Максимальный объем заготовленных организациями грибов — 1150 т (сырая масса) — достигнут в высокоурожайный 1981 год. Данных о количестве грибов, заготавливаемых населением для личных нужд, не имеется. По исследованиям Л. И. Ильева и Ф. Ф. Бурак (1982), в Могилевской области население сдает закупочным организациям 26.7 % собранного урожая грибов. Если условно принять, что в заготовительные организации Карельской АССР поступило 20 % собранных грибов, то общий сбор грибов в 1981 г. составил 5750 т. При запасе грибов в высокоурожайный год, равном 328 тыс. т (в 2 раза выше среднего по урожайности года), с учетом 40 % доступности грибных угодий и 50 % потерь от поражения насекомыми, возможный для заготовки запас грибов составит 66 тыс. т, а его использование — 8.7%. Для сравнения можно указать, что для Могилевской области этот показатель использования грибов равен 74.1 % (Ильев, Бурак, 1982).

Приведенные расчеты свидетельствуют о значительных резервах в освоении ресурсов дикорастущих съедобных грибов республики. По-видимому, еще долго

в отличие от охоты и рыболовства грибы не будут являться объектом ограничений и запрета. В этом отношении жители таежной зоны нашей страны находятся в выгодном положении по сравнению с жителями европейских стран, тем не менее они должны знать, что грибы, как и другие используемые человеком природные объекты, нуждаются в бережном к ним отношении. Не случайно еще в 1912 г. житель Каргопольского уезда Олонецкой губернии Ф. Докучаев в статье о грибном промысле, отмечая большую роль в бюджете крестьян и неимущих горожан сбора рыжиков для продажи, беспокоился о будущем этого промысла. Ссылаясь на наблюдения крестьян, большой вред для урожая рыжиков он видел в захламлении мест рубок ветвями и остатками древесины, которые предлагал по крайней мере складывать в кучи. Одновременно он возражал тем, кто пытался объяснить исчезновение рыжиков рубкой леса, говоря при этом, что для их появления достаточно 10-летнего молодняка и если принять меры к охране леса, то промысел рыжиков будет всегда.

Важность и своевременность разработки предложений по сохранению видового разнообразия грибов, а также мест плодоношения хозяйственно ценных видов возрастает в связи с интенсификацией и особенно химизацией лесного хозяйства. Поэтому вопросы охраны микоризных макромицетов следует включать в научное обоснование лесохозяйственных мероприятий по лесовыращиванию.

По нашему мнению, наиболее удачно общие вопросы по охране лесных объектов таежной зоны разрабатываются Л. В. Поповым (1978). Он выделяет два принципа охраны природы — минимизацию воздействия на природу и комплексную мелиорацию территории. Оба эти принципа могут быть приняты за основу при организации охраны съедобных грибов.

В реализации принципа минимизации воздействия на грибные угодья с целью их более рационального использования имеются как необходимость, так и большие возможности. Из-за неравномерности размещения лесных дорог сборы грибов нередко сконцентрированы на небольших территориях. В результате чрезмерного посещения этих мест сборщиками нарушается растительный покров, уплотняется поверхность почвы, что ухудшает плодоношение грибов (Бурова, Транидо, 1975; Бурова, 1986). Такое положение в радиусе до 50—100 км вокруг городов и крупных населенных пунктов складывается в отношении *Boletus edulis*, *Lactarius resimus* и некоторых других грибов. С другой стороны, значительная часть ценных грибных угодий малодоступна для посещения. Поэтому охрана запасов грибов для обеспечения стабильности их заготовок должна осуществляться в первую очередь за счет более равномерного распределения нагрузки на грибоносные площади. Увеличение сети лесных дорог необходимо и для повышения интенсивности ведения лесного хозяйства.

Рекомендации по охране запасов грибов в популярных изданиях обычно сводятся к способам их сбора и указаниям не повреждать верхний слой почвы с мицелием грибов. Большинство авторов советует срезать ножку гриба на уровне поверхности почвы. Причем этот способ сбора одни распространяют на все грибы, а другие — только на трубчатые или же виды, растущие скученно (тесными группами). Многие авторы отдают предпочтение выкручиванию или выдергиванию грибов целиком с засыпкой ямки почвой или листвой, другие считают возможным применять любой способ сбора грибов при условии минимального повреждения живого напочвенного покрова и лесной подстилки. Общим для всех работ является отсутствие экспериментальных материалов, позволяющих оценить преимущества и недостатки рассматриваемых способов сбора грибов. Существующие в микологии представления об образовании плодовых тел микоризных шляпочных грибов в естественных условиях также не позволяют отдать предпочтение ни одному из применяемых способов.

Основными доводами против срезания грибов являются высказывания о возможном повреждении ножом мицелия и загнивания его от оставшейся части

ножки, что также плохо, как и разрывы грибницы. Однако многие грибы, в том числе *Boletus edulis*, имеют слаборазвитый мицелий, распространяющийся с корнями древесных растений в минеральные горизонты почвы. Этим можно объяснить увеличение плодоношения микоризных съедобных грибов на участках, где подстилка удалена, и в различного рода углублениях, образовавшихся в результате деятельности человека и животных в лесу. При срезании грибов мицелий не будет иметь значительных повреждений. К тому же, как рассматривалось раньше, умеренные повреждения грибницы даже стимулируют формирование карпофоров.

Необоснованной, по нашему мнению, является и точка зрения об отрицательном влиянии на мицелий загнивания оставшейся после срезания нижней части ножки гриба. Многие съедобные микоризные грибы (*Lactarius rufus*, *Leccinum scabrum*, *Suillus bovinus*) собираются нерегулярно, у других обламываются только шляпки (*Lactarius torminosus*), или же грибы не собираются совсем (*Amanita muscaria*, *Cortinarius armillatus*, *Laccaria laccata*). В то же время урожаи этих видов стабильны. Кроме того, мицелии микоризных грибов размещены в почве обычно не изолированно, а чередуются не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлениях. Об этом свидетельствуют данные о распределении в почве типов микориз и некоторых видов грибов с мицелием, хорошо различаемым визуально. Так, мицелий микоризного гриба *Corticium bicolor*, имеющий яркую зеленовато-желтую окраску, часто встречается на извлеченной из почвы ножке *Boletus edulis*, *Leccinum testaceoscabrum* и *Suillus variegatus*. По-видимому, загнивание ножки любого шляпочного гриба, в том числе и несобираемых видов, может влиять на состояние почвенного мицелия ценных съедобных грибов. Если признать справедливой точку зрения о вредном действии на другие микоризные грибы оставленной части ножки в почве, то следует удалить все шляпочные грибы в ценных грибных угодьях, что нереально. С другой стороны, наблюдения показывают, что карпофоры каждый год появляются на новых местах (рис. 26). По-видимому, у микоризных грибов это связано с развитием мицелия и корней древесных растений.

Изложенное выше позволяет нам считать приемлемым любой из распространенных способов сбора съедобных макромицетов.

О влиянии сбора грибов на стабильность их плодоношения нам известна работа, в которой приведены данные о том, что ежегодный в течение 1972—1981 гг. сбор *Collybia peronata* не оказал отрицательного влияния на его урожай (Holownia, 1983).

Аналогичные наблюдения проведены нами в течение 1970—1985 гг. в березняке разнотравном III класса возраста. Почва — подзол гумусово-железистый супесчаный слабо окультуренный. Наблюдения проведены на 3 участках, расположенных отдельными массивами на расстоянии 200 и 600 м один от другого. Грибы собирали ежегодно в период основного плодоношения. При этом собирали все шляпочные грибы, извлекая ножки целиком из почвы. На рассматриваемых участках встречается до 30 видов съедобных грибов, но население собирало в основном *Boletus edulis*. Поэтому мы приводим данные по урожаю *B. edulis* отдельно. Колебания урожая съедобных макромицетов и *B. edulis* на участках в березняках обусловлены в основном погодными особенностями. На участке 1 урожай *B. edulis* наименьший и во второй половине периода наблюдений он ниже, чем в первой. Однако на участке 2, расположенном в 200 м от него, такого снижения урожая не произошло, а максимальный урожай отмечен в 1985 г. — на 15-й год опыта. Не отмечено снижения урожая *B. edulis* и на участке 3, который расположен рядом с проезжей дорогой и испытал максимальную нагрузку от посещения грибников. Все 3 участка заложены в березняках естественного происхождения, сформировавшихся на бывших сельхозугодьях, и сходны по свойствам почвы, возрасту и густоте древесной стоя.

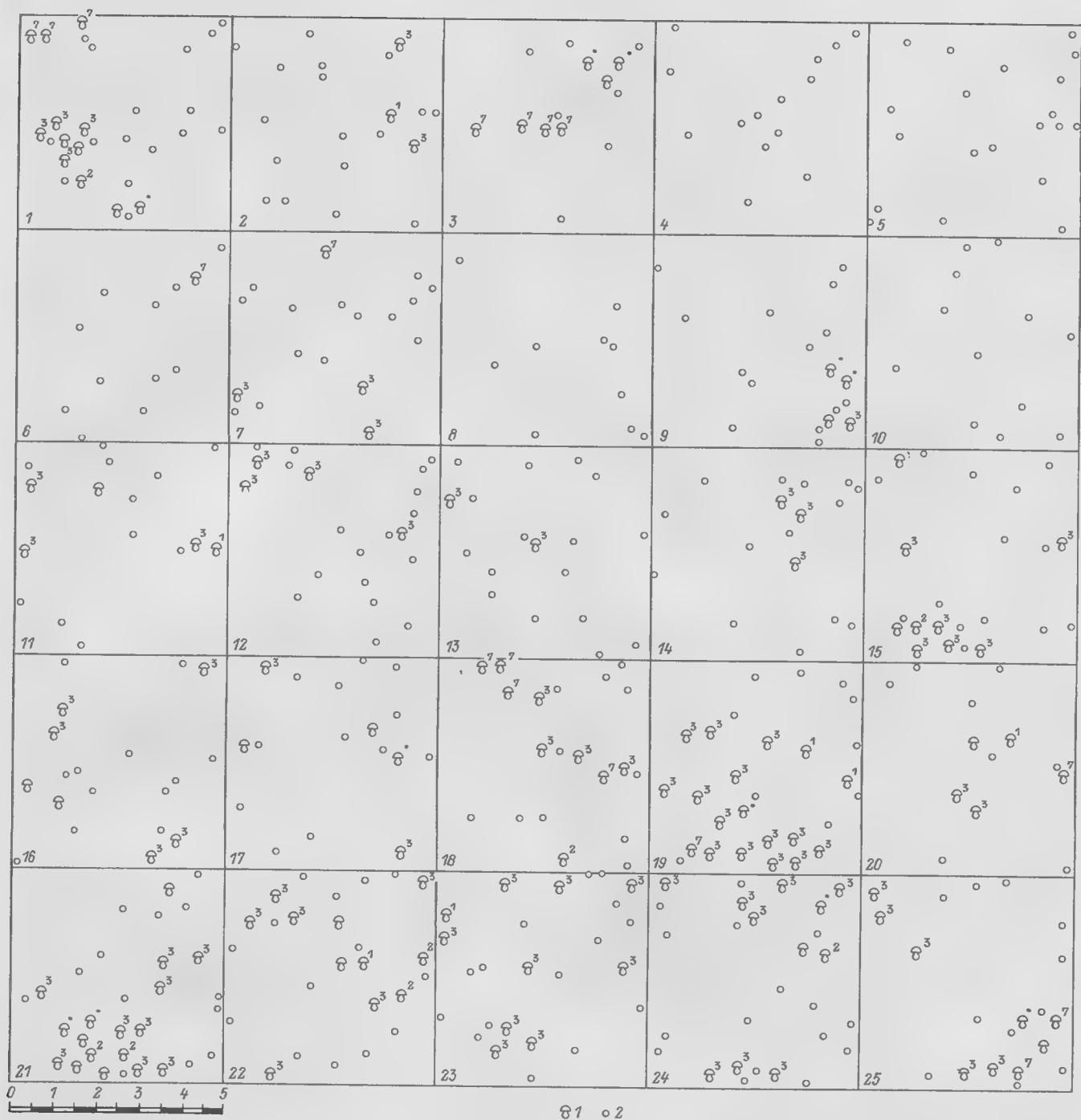


Рис. 26. Особенности расположения *Boletus edulis* (1) в березняке разнотравном. Участок 2 (контроль).

По наблюдениям в 1970 г. (без индекса), 1971 (точка), 1972 (1), 1973 (2), 1974 (3) и 1977 (7) гг. Индексы — годы наблюдений. 1 — гриб, 2 — дерево.

Особенностью березняков III класса возраста является ускоренное развитие древостоя с постоянным отмиранием отставших в росте экземпляров, которые периодически удалялись нами перед началом сборов грибов. Вероятно, не оставались постоянными и условия для плодоношения макромицетов, что затрудняет объяснение общей тенденции плодоношения за период наблюдений. Поэтому подобные сборы грибов проводились нами в спелом сосняке черничном, где состояние древостоя было относительно стабильным. Единственным объектом сбора грибов населением на этом участке также являлся *Boletus edulis*, урожай которого при среднем урожае за 1970—1985 гг. 22.5 кг/га составлял 39 % от урожая всех съедобных макромицетов. Ежегодный сбор всех макромицетов на этом участке не ослабил плодоношения *B. edulis*, максимальные (66 кг/га) урожаи которого отмечены в 1974 г. (66) и 1985 г. (64 кг/га).

Таким образом, характер изменения урожая всех съедобных грибов и *Boletus edulis* за период наблюдений свидетельствует о том, что сбор плодовых тел не ухудшает плодоношения макромицетов. Мы попробовали подойти к выяснению этого вопроса путем сравнения участков, испытывающих различную интенсивность сбора грибов. С этой целью в 1984 и 1985 гг. в одинаковых условиях вблизи участка 1 были заложены по одному новому участку и выполнены сборы всех грибов. Раньше на этих участках население собирало только ценные виды и по отношению к участку 1 они подвергались меньшему воздействию со стороны сборщиков. Из данных табл. 88 видно, что на новых участках урожай *Boletus edulis*, *Lactarius resimus*, *L. torminosus* и *Leccinum testaceoscabrum* ниже или выше, чем на участке 1, т. е. более интенсивный сбор не ослабил плодоношения ценных съедобных грибов. Различия в интенсивности сбора грибов особенно наглядны при сравнении их количества. Так, в 1985 г. на участках собирали до 100 тыс. плодовых тел (в пересчете на гектар), тогда как количество собираемых населением видов составило 5—7 тыс. шт./га. По-видимому, при сплошных сборах воздействие на поверхностный слой почвы через удаление плодовых тел и в результате передвижения сборщиков возрастает в десятки раз. Полученные сравнительные данные свидетельствуют об отсутствии отрицательного влияния сбора плодовых тел на плодоношение макромицетов.

Второй принцип охраны грибов — комплексная мелиорация территории заключается в расширении грибных угодий и повышении урожая грибов. Следует подчеркнуть, что этот вопрос решается в условиях слабого (до 10 %) использования урожая дикорастущих съедобных грибов. При таком положении оправданным может быть применение мелиоративных мероприятий, резко увеличивающих урожай грибов первой категории ценности или пользующихся большим спросом за границей (*Cantharellus cibarius*, виды родов *Gyromitra*, *Morchella*, *Verpa*). Но пока этот путь невозможен из-за слабой изученности биологии плодоношения макромицетов, особенно микоризных. Поэтому следует ориентироваться на использование с этой целью применяемых в лесу хозяйственных мероприятий, положительное влияние которых на плодоношение макромицетов установлено опытным путем. Такой подход совпадает с интересами взятого в лесном хозяйстве курса на повышение продуктивности насаждений. Большинство съедобных грибов относятся к микоризным. Между числом видов и урожаем микоризных грибов, с одной стороны, и ростом и состоянием дерева-симбионта в большинстве случаев существует прямая зависимость. Поэтому лесохозяйственные мероприятия, обеспечивающие лучшие условия для роста главной древесной породы, способствуют и плодоношению ее симбионтов. В пределах одной породы доминируют виды, для которых экологические условия будут более оптимальными. Возможности в этом отношении большие, так как только в Карельской АССР выявлено более 250 видов макромицетов — симбионтов четырех лесообразующих пород. Наибольшее количество микоризных грибов обнаружено у сосны (155 видов) и березы (118 видов).

Микоризные грибы обладают разной требовательностью к эдафическим условиям, изменяя которые можно обеспечивать преимущества определенным видам. Например, внесением азотных удобрений можно вызвать плодоношение грибов-нитрофилов, в том числе съедобных (*Agaricus arvensis*, *Clytocybe odora* и *Lactarius necator*). В естественных условиях эти виды встречаются около ольхи серой, которая обеспечивает повышенное содержание азота в почве. По-видимому, лесная подстилка ограничивает плодоношение некоторых видов грибов — *Boletus edulis*, *Suillus luteus* и др., мицелий и микоризы которых расположены в минеральных горизонтах почвы. Поэтому удаление подстилки (механическое или огнем) способствует их плодоношению.

Из сказанного видно, что существуют различные способы воздействия на состав и плодоношение микоризных грибов.

Плодоношение макромицетов в березняке разнотравном при разной продолжительности сбора

Вид гриба	Урожай при продолжительности сбора							
	18 лет (1970—1987)				3 года (1985—1987)			
	1985	1986	1987	средний за 18 лет	1985	1986	1987	средний за 3 года
<i>Boletus edulis</i>	16.2	2.6	1.8	13.6	21.7	1.8	10.6	11.4
	0.3	0.05	0.08	0.38	0.7	0.04	0.12	0.29
<i>Lactarius necator</i>	2.2	0.4	3.8	1.3	6.3		5.6	4.0
	0.1	0.02	0.13	0.05	0.3		0.22	0.17
<i>L. resimus</i>	4.6	1.4	2.0	2.5	9.5		5.8	5.1
	0.2	0.03	0.03	0.09	0.4		0.12	0.17
<i>L. torminosus</i>	51.1	13.8	32.3	9.6	26.1	4.3	12.0	14.1
	5.7	1.2	2.2	0.87	2.7	0.18	0.94	1.27
<i>Leccinum scabrum</i>	2.8		4.8	3.1	4.2	0.5	5.0	3.2
	0.1		0.06	0.08	0.1	0.02	0.12	0.08
<i>L. testaceoscabrum</i>	19.7	1.9	2.1	3.9	10.8		5.3	5.4
	0.4	0.05	0.05	0.12	0.3		0.08	0.13
<i>Russula spp.</i>	82.4	29.5	69.9	121.0	96.7	33.8	90.0	73.5
	12.4	3.6	9.6	12.4	10.6	3.38	10.58	8.19
Прочие съедобные	38.7	7.2	34.9	27.3	52.7	6.8	47.85	35.8
	20.9	2.22	11.95	9.71	34.2	3.04	19.5	18.9
Всего съедобных	217.7	56.8	151.6	182.3	228.0	47.2	182.15	152.5
	40.1	7.17	24.1	23.7	49.3	6.66	31.68	29.2
Несъедобные грибы	149.5	37.6	104.9	84.6	161.1	45.5	119.35	108.6
	50.2	15.74	43.4	24.7	51.1	18.34	63.8	44.4
Итого	367.2	94.4	256.5	266.9	389.1	92.7	301.5	261.1
	90.3	22.91	67.5	48.4	100.4	25.0	95.48	73.6

П р и м е ч а н и е. Числитель — собрано макромицетов в кг/га, знаменатель — в тыс. шт./га.

В настоящее время накоплен и обобщен большой материал о связях микоризных грибов с древесными породами таежной зоны (Шубин, 1973; Шубин, Крутов, 1979). За рубежом большое внимание уделяют детальному описанию микориз, образованных определенными видами микоризных грибов. В нашей стране такие исследования выполнены Н. Ф. Чумак (1981б) в отношении видов родов *Cortinarius*, *Paxillus* и *Suillus*. Развитие подобных исследований позволит оценивать жизнеспособность почвенного мицелия, а для микоризных грибов и широту связей с высшими растениями. Но такой подход очень ограничен, и предложения по охране и рациональному использованию грибов составляются главным образом исходя из данных учета карпофоров. Поэтому возникает необходимость в оценке хозяйственных мероприятий с точки зрения их влияния на плодоношение съедобных макромицетов, выбора из рекомендованных лесохозяйственных приемов таких, которые бы обеспечивали не только требуемый лесохозяйственный эффект, но и создавали оптимальные условия для плодоношения ценных макромицетов. Например, при искусственном лесовосстановлении предлагаются различные схемы смешения березово-сосновых насаждений. Установлено, что для плодоношения ценных съедобных грибов (симбионтов березы) наиболее благоприятными являются введение березы кулисами шириной не менее 10 м или же формирование куртин размером 0.01—0.02 га. При рядовом смешении березы с сосной или мелких куртин

березы такие виды, как *Lactarius resimus*, *L. torminosus*, не плодоносят или появляются в наиболее урожайные годы.

Согласно исследованиям М. Н. Прокопьева (1984), наибольшей производительностью березово-сосновые культуры обладают, когда 8-рядные полосы сосны чередуются с 8—10-метровыми кулисами березы. При этом каждый отрезок полосы или кулисы приобретает свойства биогруппы. Поэтому как для создания оптимальных условий развития микоризных съедобных грибов, так и для повышения производительности смешанных березово-сосновых насаждений признано целесообразным формирование устойчивых биогрупп из древесных пород. Можно предполагать, что дальнейшее изучение плодоношения симбионтов поможет более углубленно подойти к обоснованию оптимального строения высокопродуктивных насаждений. В приведенном примере интересы лесовыращивания совпали с задачей повышения плодоношения съедобных грибов. Возможно, что в других случаях потребуются после корректировки лесохозяйственных мероприятий некоторые дополнительные затраты (например, дробное внесение заданной дозы удобрений). Однако в результате будет создаваться прочная основа для повышения продуктивности лесопокрытой площади за счет увеличения запасов грибов и объемов их заготовки.

Вопрос о повышении запасов микоризных съедобных грибов в лесах таежной зоны решается в условиях слабого (до 10 %) использования имеющихся урожаев. При таком положении возможно применение мероприятий, которые в первую очередь улучшают состояние и рост хозяйственно ценных хвойных древесных пород, а через это и плодоношение связанных с ними съедобных грибов.

Повышение плодоношения микоризных грибов

Нами обосновываются следующие пути повышения плодоношения микоризных съедобных грибов (рис. 27).

1. Усиление ценотического влияния растения-симбионта. Решение этой задачи обеспечивается прежде всего через сокращение сроков лесовосстановления (естественного и искусственного) до стадии формирования лесных ценозов. Сохранение группового подроста при сплошных рубках обеспечивает постоянное плодоношение некоторых съедобных грибов, в том числе *Boletus edulis*. Создание культур хвойных крупномерным посадочным материалом при своевременном уходе за ними позволяет продлить плодоношение ценных съедобных грибов до 10—15 лет.

При лесовосстановлении и лесовыращивании следует учитывать, что древесные породы различаются по числу видов и хозяйственной ценности связанных с ними съедобных микоризных грибов. Наибольшее число видов ценных съедобных грибов связано с березой (*Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius*, *Lactarius flexuosus*, *L. resimus*, *L. torminosus*, *L. trivialis*, *Leccinum testaceoscabrum*), меньше таких симбионтов у сосны (*Boletus edulis*, *Lactarius deterrimus*, *Leccinum testaceoscabrum* и *Suillus variegatus*) и у ели (*Boletus edulis*, *Lactarius deliciosus*, *L. scrobiculatus*).

Влияние древесной породы на плодоношение грибов-симбионтов прямо пропорционально ее участию в составе древостоя. Некоторые виды микоризных грибов наиболее урожайны в чистых древостоях, тогда как при расширении состава древостоя за счет других древесных пород их урожай становится неустойчивым или прекращается. В однопородных насаждениях снижаются конкурентные влияния симбионтов, чем можно объяснить более высокие урожаи *Boletus edulis* в чистых березовых и сосновых насаждениях в средней подзоне тайги (Шубин, 1986). Присутствие других пород увеличивает количество микоризных грибов (Бурова, 1986). Причем, как уже отмечалось, микоризные



Рис. 27. Схема путей повышения плодоношения микоризных грибов.

грибы различаются по степени влияния древесного растения, необходимого для их плодоношения. Наличие в биогруппах березы примеси ольхи серой способствует плодоношению *Lactarius resimus*, *L. torminosus*, однако при преобладании ольхи серой видовой состав съедобных грибов обедняется и ухудшается из-за доминирования *Paxillus involutus*.

Число видов и урожай микоризных грибов прямо пропорциональны улучшению роста древесной породы и ее участию в составе древостоя (Шубин, 1983а). Для создания оптимальных условий для развития главной породы при уходе за лесом часть деревьев удаляют. При этом увеличивается ценотическое влияние оставленных деревьев, а также доступ к поверхности почвы тепла и осадков, что влияет на состав и плодоношение микоризных грибов. В чистых сосняках зеленомошной группы после прореживаний с удалением 30—40 % запаса древесины отмечено увеличение урожая *Boletus edulis*, *Leccinum testaceoscabrum*, *Lactarius rufus* и видов рода *Russula*.

2. Повышение содержания элементов питания в почве и улучшение роста древостоя в ряде случаев обеспечивает увеличение урожая микоризных грибов. Достигается это введением почвоулучшающих растений, а также внесением удобрений. В таежной зоне к почвоулучшающим древесным породам относятся береза, ольха серая, рябина обыкновенная, лиственница, из наиболее распространенных кустарниковых — *Juniperus communis*, а из других растений — *Lupinus polyphyllus*.

Положительное влияние почвоулучшающих древесных пород на плодоношение съедобных грибов отмечено нами в зеленомошной группе типов хвойных лесов. В сосняках брусничных с примесью березы замечена приуроченность *Lactarius resimus*, *L. torminosus* к можжевельнику.

Почвоулучшающие растения, обогащая почву азотом, зольными элементами и способствуя нейтрализации почвенной кислотности, создают более благоприятные условия для плодоношения многих ценных грибов. Их влияние аналогично длительному ежегодному внесению удобрений в небольших количествах.

Удобрения, преимущественно азотные, позволяют повысить прирост насаждений и наиболее существенно влияют на состав и плодоношение микоризных грибов, так как изменяют условия питания симбионтов, разложение опада, а также химические и биологические свойства почвы. Однократное применение удобрений в рекомендуемых для повышения производительности насаждений дозах на малоплодородных песчаных почвах повышает урожай съедобных грибов (Кутафьева, 1975; Шубин и др., 1977б), тогда как внесение удобрений в течение ряда лет может уменьшить состав макромицетов и их урожай (Шубин и др., 1977б). На более плодородных супесчаных почвах даже разовое внесение удобрений снижает урожай ценных съедобных грибов (Шубин и др., 1977а). Для предупреждения этого следует вносить рекомендованные дозы удобрений в 2—3 приема (Веремьева, 1986).

3. Улучшение гидротермического режима верхнего слоя почвы в таежной зоне достигается регулированием полноты насаждений и мелиорацией почвы. На стадии формирования молодняков наибольший интерес представляют *Lactarius deliciosus* и *L. deterrimus*, для плодоношения которых благоприятные условия создаются в 1—2-метровой полосе от границы леса и открытого пространства. Поэтому при уходе за сосной и елью в смешанных молодняках следует создавать насаждения мозаичного строения с максимальным опушечным эффектом. На всех стадиях развития древостоя желательно их изреживание до максимальной по лесоводственно-экономическим показателям полноты. Однако на плодородных почвах изреживание не должно сопровождаться появлением и доминированием в напочвенном покрове злаков.

На избыточно увлажненных, особенно торфяных, почвах проведение лесосушительной мелиорации усиливает плодоношение микоризных съедобных грибов (Шубин, 1973). На бедных песчаных почвах с низкой поглотительной способностью для улучшения водного режима следует вносить в почву органические материалы — торф, древесные опилки, отходы целлюлозно-бумажного производства и т. п. Внесение органических материалов в почву будет также стимулировать развитие мицелия грибов, улучшать условия питания как древесного растения, так и гриба-симбионта, т. е. оказывать разностороннее влияние.

4. Повышение активности грибницы, кроме внесения органических материалов, может быть достигнуто ослаблением конкуренции со стороны сапротрофных и других микоризных грибов, а также стимулированием микоризообразования.

Наблюдения показывают, что многие ценные съедобные грибы лучше растут при меньшей толщине лесной подстилки или же на участках с обнаженным минеральным горизонтом. Так, в сосняках карпофоры *Boletus edulis* чаще появляются на противопожарных полосах, на участках, где подстилка удалена при проведении хозяйственных работ или уничтожена огнем (Шубин, 1965, 1986). Лучшие условия для плодоношения *Gyromitra esculenta* создаются также на участках вырубок, где отсутствует лесная подстилка (Шубин, 1965). Например, на вырубке из-под сосняка брусничного на второй год после посева сосны покровосдирателем ПСТ-2 на обработанных полосах было собрано 3.5 тыс. шт./га *G. esculenta*, тогда как на целинной части — 0.7 тыс. шт./га. Так как полосы занимают около 15 % площади вырубки, то урожай *G. esculenta* под влиянием обработки почвы для создания культур сосны увеличился в 35 раз. В Финляндии проведены многолетние опыты по повышению плодоношения *G. esculenta* удалением напочвенного покрова и гумусового слоя в ельниках. Достигнуто более чем 50-кратное увеличение урожая (Jalkanen et al., 1984). По нашему мнению, увеличение плодоношения части микоризных грибов после удаления подстилки вызывается ослаблением конкуренции со стороны сапротрофных и микоризных грибов, мицелии которых расположены в подстилке.

Плодоношение макромицетов при нарушении поверхности почвы при посадке крупномера ели в березняке разнотравном (участок 3)

Вид гриба	Посадш ели	Урожай (кг/га) по годам					Средний
		1984	1985	1986	1987	1988	
Контроль							
Макромицеты	—	Не опред.	538	89	552.5	531.0	427.6
	+	» »	533	73	459	497	390.5
В том числе:							
<i>Boletus edulis</i>	—	» »	37.8	—	1.0	28	16.7
	+	» »	53.8	3.2	11.8	7.8	19.2
<i>Paxillus involutus</i>	—	» »					
	+	» »	11.3	0.8	1.7	2.0	4.0
N _к							
Макромицеты	—	253	539	138	663	564	431.4
	+	326	617	153.5	718	507	464.3
В том числе:							
<i>Boletus edulis</i>	—	—	4.5	3.5	14.9	17.0	8.0
	+	—	24.1	1.0	33.5	21.5	16.0
<i>Paxillus involutus</i>	—	29.8	38.0	20	3.2	1.4	18.5
	+	87.8	67.8	66.8	59.1	48.3	66
N _{а. с}							
Макромицеты	—	157	405	199	546	500	361.4
	+	393	556	138	627	710	484.8
В том числе:							
<i>Boletus edulis</i>	—	—	5.8	—	8.3	12.5	5.3
	+	—	1.0	20.8	5.6	64.8	12.6
<i>Paxillus involutus</i>	—	71.6	116	122.2	60.5	28.3	79.7
	+	257.8	208.8	86.4	58.0	32.8	128.8

П р и м е ч а н и е. Знаком + отмечена посадка ели.

Стимулирование микоризообразования для усиления плодоношения микоризных грибов может быть вызвано повреждением корней, сопровождающимся образованием молодых микоризных окончаний. Повреждения корней могут вызывать почвенные и наземные животные, домашний скот, деятельность человека в лесу и т. п. Отмечаемое увеличение урожая съедобных грибов вблизи населенных пунктов в малонаселенных лесных районах объясняется умеренными повреждениями поверхностных корней древесных растений (Шубин, 1965). В опытах М. М. Самуцевича (1938) с внесением спор или пересадкой плодовых тел положительный эффект был получен только при круговом подрезании корней для образования молодых корешков в местах инокуляции. Усиление плодоношения микоризных грибов в результате повреждения корней отмечено нами при посадке ели под пологом березняка разнотравного (табл. 89). Крупномерные саженцы ели были посажены с комом земли весной 1984 г. (на удобренных делянках) и 1985 г. (на контроле) на расстоянии 2 м друг от друга. На контрольной делянке урожай макромицетов был выше на части, где посадка не проводилась, а на удобренных делянках, наоборот, после посадки ели урожай макромицетов увеличился. Причем увеличение урожая произошло за счет усиления плодоношения *Paxillus involutus*, карпофоры которого были приурочены к местам посадки ели. *P. involutus* появился даже на контрольном участке. В варианте опыта с внесением мочевины поранения почвы вызвали значительное усиление плодоношения *P. involutus* в течение всего периода наблюдений, тогда как при внесении аммиачной селитры стимулирование плодоношения этого вида отмечено только в первые 2 года после начала опыта.

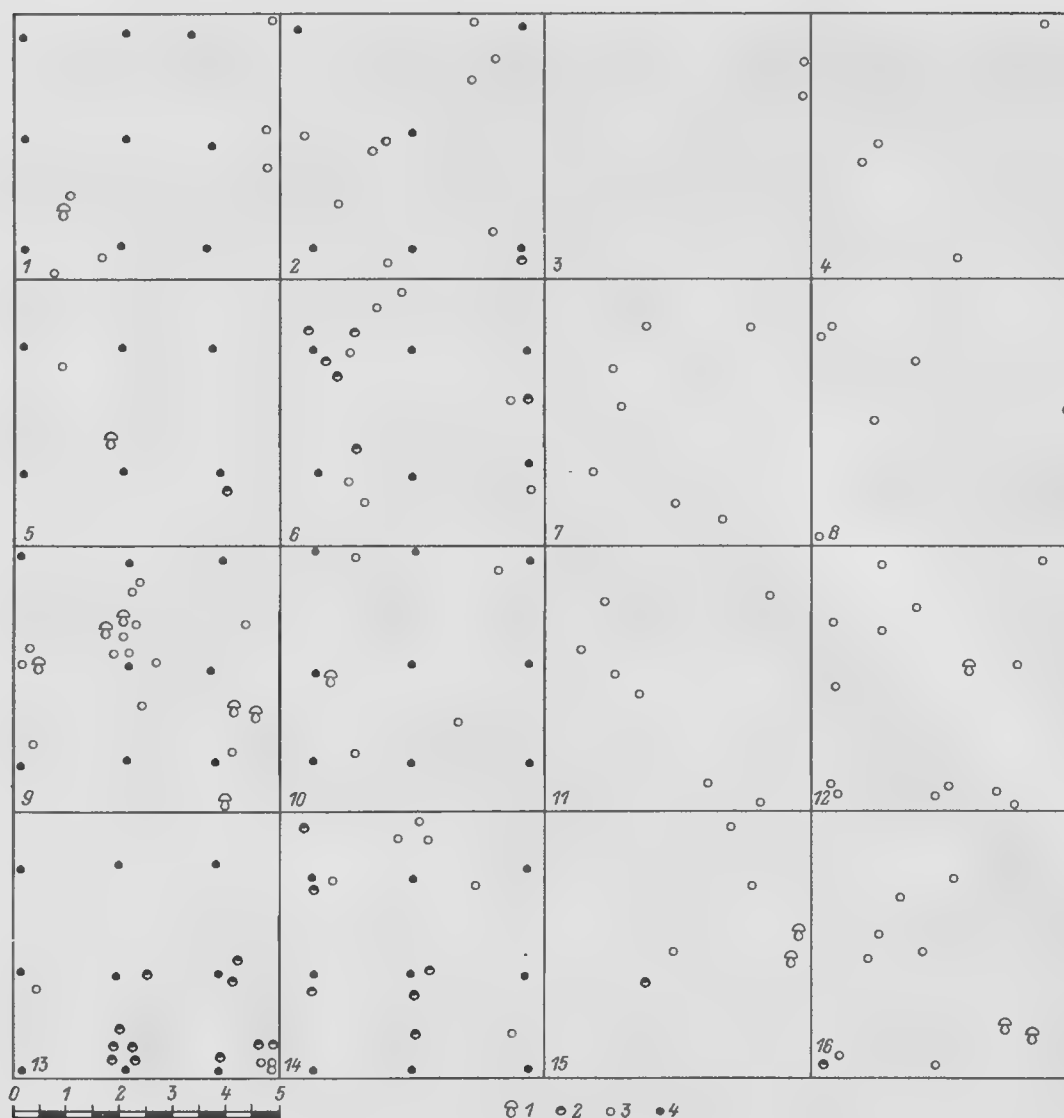


Рис. 28. Влияние на расположение *Boletus edulis* (1) и *Paxillus involutus* (2) посадки под полог березы (3) крупномера ели (4) в березняке разнотравном (на делянке с ежегодным внесением мочевины).

На всех делянках в результате нарушений, вызванных посадкой ели, увеличилось плодоношение *Boletus edulis* f. *betulicola*. Следует отметить, что на следующий год после посадки ели карпофоры *Paxillus involutus* появились около посадочных мест. При учете в 1988 г. *P. involutus* и *Boletus edulis* размещались на участке с елью более равномерно (рис. 28).

Одним из разрабатываемых приемов повышения урожая лесных съедобных грибов является внесение в почву спор, грибницы или кусочков гименофора грибов. Так, удачные опыты по разведению *Lactarius deterrimus* были проведены Н. Р. Никитиным (1878). Он укладывал перезревшие шляпки в подготовленные вокруг елей бороздки, прикрыв их подстилкой и мхом, затем поливал дождевой водой из ям. Плодоношение гриба началось в следующем году. Из более поздних работ следует отметить опыты М. М. Самуцевича (1938) с внесением плодовых тел грибов под подстилку и подрезкой корней для усиления микоризообразования. Другие многочисленные опыты разведения лесных съедобных грибов не содержали новых подходов к решению задачи. Получаемые положительные результаты не были стабильными, что ограничивает их применение в производственных масштабах.

Более перспективным направлением в повышении запасов микоризных съедобных грибов является выращивание посадочного материала с синтезом микориз определенных видов с последующим использованием его для создания плантаций. Подобный прием разработан в Италии при разведении видов рода

Tuber. Целесообразно развитие исследований по выращиванию сапро-трофов в естественных условиях с использованием местных видов. О возможности положительного решения этого вопроса свидетельствуют результаты следующего опыта со *Stropharia hornemannii*. Мицелиальная культура гриба, полученная из плодового тела, была размножена на стерильном торфе. Весной 1985 г. торф с мицелием был внесен в поверхностный слой на грядку опытного питомника и прикрыт сверху 10-сантиметровым слоем опада из березняка разнотравного. Мицелий перешел на опад, где хорошо был замечен в виде белых шнуров. Плодоношение началось в 1988 г. и усилилось в 1989 г. (рис. 29).

Использование лесных съедобных грибов

Использование лесных съедобных грибов является важным звеном в рациональном ведении лесного хозяйства. Для значительной части населения таежной зоны грибы издавна были продуктом питания. Сбор грибов относится также к числу наиболее массовых увлечений населения, и армия грибников-любителей постоянно растет в связи с тягой жителей городов к активному отдыху на природе. Одновременно поднимается вопрос о более полном использовании урожая грибов через увеличение промышленных заготовок.

Приведенные нами расчеты (гл. 9) указывают на плохое освоение урожая съедобных грибов. При этом не учтены многие виды, пригодные для промышленной заготовки. Причина такого положения в слабой технической базе, организационных недостатках и нехватке людских ресурсов. Отсутствие даже ориентировочных предварительных данных о погодных особенностях летне-осеннего периода не позволяет предсказать ожидаемый урожай съедобных грибов текущего года исходя из прямодействующих факторов. Прогноз урожая по сумме температур после первых обильных теплых осадков по методу



Рис. 29. *Stropharia hornemannii* на грядке опытного участка. Плодоношение началось на третий год после внесения в почву мицелия.

В. А. Матвеева (1972) указывает на возможные сроки начала плодоношения, но не на размер урожая. Наступление засушливого периода или ранних заморозков может в любой момент задержать или прервать плодоношение, как это наблюдалось в 1984 г. Поэтому плановый рост объемов заготовок грибов должен осуществляться за счет организационно-технических совершенствований и увеличения ассортимента заготавливаемых видов грибов.

За последние 40 лет в Карельской АССР соотношение высоких (В), средних (С) и низких (Н) урожаев на десятилетний период выражается формулой $2В4С4Н$. Основной урожай грибов приходится на время со 2-й декады августа по 1-ю декаду сентября. В годы с благоприятными погодными условиями грибы появляются в июле и плодоносят в течение 1.5—2 месяцев, обеспечивая высокие урожаи. В средние по урожайности годы период плодоношения грибов сокращается до 2—3 недель, реже растягивается до 1.5 месяцев. Промышленная заготовка грибов осуществляется успешно в годы с высокими урожаями и в средние по урожайности годы, но с продолжительным периодом плодоношения (до 30—40 дней). В такие годы население успевает заготовить грибы не только для себя, но и для сдачи их на приемные пункты. Так, в XI пятилетке основной заготовитель грибов в Карельской АССР — «Карпотребсоюз», имеющий ежегодный план в размере 400—500 т (сырая масса), выполнил план только в высокоурожайный 1981 год (табл. 90).

Заготовительные организации принимают от населения до 10—15 видов грибов. Первоначально возможно увеличение числа видов промышленно заготавливаемых грибов до 25—30. Расширение ассортимента грибов позволит не только увеличить объем заготовок, но и обеспечить их стабильность, а также проводить сборы грибов в слабоурожайные годы.

Ценность грибов как продуктов питания определяется местными традициями и спросом. Так, в странах Западной Европы виды рода *Agaricus* ценятся наравне с *Boletus edulis*; высок спрос на *Cantharellus cibarius* и *Gyromytra esculenta*. В Финляндии *Hydnum repandum*, *Coprinus comatus* и некоторые виды рода *Russula* относят к деликатесным видам. В республиках Прибалтики к деликатесным видам относят *Rozites caperatus*, а *Cortinarius armillatus* и *C. mucosus* предлагается включить в государственный стандарт для заготовки (Каламээс, 1975). Большинство перечисленных видов население таежной зоны не использует. Исключение составляют *Cantharellus cibarius* и весенние грибы родов *Gyromytra* и *Morchella*. В Архангельской области в 20-х годах весенние грибы заготавливали для экспорта. В Карелии с 1978 г. осуществляется приемка весенних грибов у населения. Трудности привлечения населения к использованию новых видов грибов заключаются в сложившихся традициях и в том, что большое значение, кроме пищевых качеств, имеют также привлекательность их внешнего вида, цвет и запах. Этим объясняется устойчивость привычек к употреблению в пищу определенных видов и равнодушие к другим, даже хорошо известным съедобным грибам.

Т а б л и ц а 90

Объемы заготовок грибов (т) организациями в Карельской АССР

Год	Оценка урожая	«Карпотребсоюз»	Министерство лесного хозяйства	Прочие	Всего
1981	Высокий	742.7	383.0	24.7	1150.4
1982	Низкий	4.9	9.3	27.8	42.0
1983	»	49.5	35.0	1.6	86.1
1984	Средний	85.6	22.0	13.8	121.4
1985	»	126.6	75.9	15.1	217.6
Итого		1009.3	525.2	83.0	1617.5

Категории ценности грибов предложены Б. П. Васильковым (1948). Составлены они для средней полосы европейской части СССР, но применяются и для таежной зоны. Необходим их пересмотр с учетом происшедших изменений в использовании грибов. Конкретное предложение дано К. А. Каламээс (1975), согласно которому выделяется одна (высшая) категория съедобных грибов, что равносильно отказу от деления грибов по их ценности. Так, в эту категорию наряду с *Boletus edulis* и *Lactarius resimus* включены малоизвестные и значительно уступающие им по хозяйственной ценности *Rozites caperatus* и *Russula delica*. По нашему мнению, это не оправдано, так как деление грибов на категории в определенной степени отражает существующее различие в популярности видов по использованию и необходимо для сравнительной оценки грибных угодий. При этом наиболее ценные грибы, составляющие первую категорию, устойчиво сохраняют свое положение как в личном использовании, так и в промышленной заготовке. Уменьшение запасов грибов первой категории приводит к тому, что население собирает их только для себя. Такое положение создалось в Архангельской и Вологодской областях с заготовкой *Lactarius deliciosus* и *L. deterrimus*. Отношение к видам грибов других категорий менее консервативно, и здесь необходимы перемещения видов из одной категории в другую с учетом изменения запасов, условий заготовки и появления новых данных, определяющих качество грибов как продуктов питания.

Категории ценности и список видов грибов для промышленной заготовки следует иметь для регионов, сходных по природным условиям и историко-экономическим особенностям развития. При их составлении учитываются урожайность и стабильность плодоношения грибов, размеры и концентрация грибных угодий, а также требования по охране грибов. Корректировка списка осуществляется на основании изменений спроса на виды грибов и их запасов. Для выделения таких регионов можно использовать предлагаемые К. А. Каламээс (1975) территориальные участки, на которых, считает он, должен составляться единый список и устанавливаться стандарты грибов. Согласно этому делению, таежная зона представляет северную полосу европейской части СССР.

Нами предлагаются категории ценности лесных съедобных грибов для таежной зоны европейской части СССР (табл. 91). Для промышленной заготовки рекомендовано 47 видов.

Организация заготовки грибов основывается на данных о грибных ресурсах и угодьях, сроках плодоношения и урожаях грибов. Сложность решения этой задачи состоит в пространственно-временной изменчивости плодоношения грибов. Поэтому учет запасов грибов следует проводить по частным методикам, в соответствии с поставленными задачами. Совмещение этих работ с лесоустройством, как правило, малоэффективно из-за несовпадения времени проведения работ с плодоношением. Поэтому необходимо изучение экологии и особенностей плодоношения грибов, причем оно должно выполняться на лесотипологической основе. В результате должны быть получены данные о видовом составе и урожае съедобных грибов по типам леса в зависимости от состава, полноты и возраста древостоя. Это позволит использовать таксационные материалы для определения запасов грибов и прогнозирования их изменений. При выделении специализированных площадей для промышленной заготовки грибов выявляются наиболее грибоносные участки. Подбор таких участков может осуществляться на основании имеющихся сведений о связях урожайности грибов с таксационными характеристиками. Целесообразно начать работы с таксационной характеристики известных, наиболее грибных угодий с последующим использованием их для подбора аналогичных площадей по материалам лесоустройства (Козьяков, 1984). Запасы грибов определяют исходя из установленных соотношений высоких и низких урожаев со средними и формулы урожая за 10 лет для каждого вида (Малый и др., 1985). Для таких расчетов необходимо иметь данные, приведенные в табл. 92.

Категории ценности съедобных грибов таежной зоны европейского Севера

Вид гриба	Способ использования				Промышленная заготовка
	свежий	сушеный	маринованный	соленый	
Категория I					
<i>Boletus edulis</i> — белый гриб	+	+	+	—	+
<i>Lactarius controversus</i> — груздь осиновый	—	—	—	+	+
<i>L. deliciosus</i> — рыжик сосновый	—	—	—	+	+
<i>L. deterrimus</i> — р. еловый	—	—	—	+	+
<i>L. repraesentaneus</i> — груздь лиловеющий	—	—	—	+	+
<i>L. resimus</i> — г. настоящий	—	—	—	+	+
<i>L. scrobiculatus</i> — г. желтый	—	—	—	+	+
Категория II					
<i>Agaricus arvensis</i> — шампиньон полевой	+	—	+	—	+
<i>A. campestris</i> — ш. обыкновенный	+	—	+	—	+
<i>A. silvaticus</i> — ш. лесной	+	—	+	—	+
<i>Armillariella mellea</i> — опенок осенний	+	+	+	—	+
<i>Cantharellus cibarius</i> — лисичка настоящая	+	—	+	—	+
<i>Gyromitra esculenta</i> — строчок обыкновенный	+	+	—	—	+
<i>Lactarius flexuosus</i> — серушка	—	—	—	+	+
<i>L. necator</i> — груздь черный	—	—	—	+	+
<i>L. piperatus</i> — г. перечный	—	—	—	+	+
<i>L. pubescens</i> — волнушка белая	—	—	—	+	+
<i>L. rufus</i> — горькуша	—	—	—	+	+
<i>L. torminosus</i> — волнушка розовая	—	—	—	+	+
<i>L. triviales</i> — млечник обыкновенный	—	—	—	+	+
<i>L. vellereus</i> — скрипица	—	—	—	+	+
<i>Leccinum aurantiacum</i> — осиновик красный	+	+	+	—	+
<i>L. duriusculum</i> — о. серый	+	+	+	—	+
<i>L. oxydabile</i> — березовик розовеющий	+	+	+	—	+
<i>L. percanidum</i> — осиновик белый	+	+	+	—	+
<i>L. testaceoscabrum</i> — о. желто-бурый	+	+	+	—	+
<i>L. scabrum</i> — березовик обыкновенный	+	+	+	—	+
<i>L. vulpinum</i> — осиновик волчий	+	+	+	—	+
<i>Rosites caperatus</i> — колпак кольчатый	+	—	+	—	+
<i>Russula adusta</i> — подгруздок черный	—	—	—	+	+
<i>R. aeruginea</i> — сыроежка синева-зеленая	+	—	—	+	+
<i>R. delica</i> — подгруздок белый	—	—	—	+	+
<i>R. foetens</i> — валуй	—	—	—	+	+
<i>Scutiger ovinus</i> — трютовик овечий	+	—	+	+	+
<i>Suillus bovinus</i> — козляк	+	—	+	—	+
<i>S. granulatus</i> — масленок зернистый	+	+	+	—	+
<i>S. grevillei</i> — м. лиственничный	+	+	+	—	+
<i>S. luteus</i> — м. поздний	+	+	+	—	+
<i>S. variegatus</i> — моховик желто-бурый	+	+	+	—	+
<i>Tricholoma flavovirens</i> — зеленушка	+	—	+	—	+
Категория III					
<i>Cortinarius alboviolaceus</i> — паутинник беловато-фиолетовый	+	—	—	—	+
<i>C. armillatus</i> — приболотник краснеющий	+	+	+	—	+
<i>C. collinitus</i> — паутинник пачкающий	+	—	+	+	
<i>C. mucosus</i> — п. слизистый	+	—	+	+	
<i>Kueheromyces mutabilis</i> — опенок летний	+	—	+	—	
<i>Morchella esculenta</i> — сморчок обыкновенный	+	+	—	—	+
<i>Pleurotus ostreatus</i> — вешенка обыкновенная	+	—	+	+	
<i>Russula consobrina</i> — сыроежка родственная	+	—	—	+	
<i>R. decolorans</i> — с. сереющая	+	—	—	+	+
<i>R. emetica</i> — с. едкая	—	—	—	+	

Т а б л и ц а 91 (продолжение)

Вид гриба	Способ использования				Промышленная заготовка
	свежий	сушеный	маринованный	соленый	
<i>R. flava</i> — с. желтая	+	—	—	+	+
<i>R. paludosa</i> — с. болотная	+	—	—	+	+
<i>R. vesca</i> — с. пищевая	+	—	—	+	+
<i>R. virescens</i> — с. зеленоватая	+	—	—	+	
<i>R. xerampelina</i> — с. изменчивая	+	—	—	+	+
<i>Tricholoma portentosum</i> — рядовка серая	+	—	+	+	
<i>Xerocomus subtomentosus</i> — моховик зеленый	+	—	—	—	
Категория IV					
<i>Amanita rubescens</i> — мухомор серо-розовый	+	—	—	—	
<i>Amanitopsis fulva</i> — поплавок желто-коричневый	+	—	+	+	
<i>A. vaginata</i> — п. серый	+	—	+	+	
<i>Chroogomphus rutilus</i> — мокруха пурпуровая	+	—	—	+	
<i>Clitocybe nebularis</i> — говорушка серая	+	—	+	+	
<i>C. odora</i> — г. душистая	+	—	+	+	
<i>Coprinus comatus</i> — навозник белый	+	—	—	—	
<i>Cortinarius pholideus</i> — паутинник чешуйчатый	+	—	—	—	
<i>Gomphidius roseus</i> — мокруха розовая	+	—	—	—	
<i>Hygrophorus hypothejus</i> — гигрофор бурый	+	—	+	+	
<i>H. olivaceoalbus</i> — г. оливково-белый	+	—	—	—	
<i>H. russula</i> — г. сыроежковидный	+	—	—	—	
<i>Laccaria laccata</i> — лаковица розовая	+	—	—	—	
<i>Lactarius fuliginosus</i> — млечник буроватый	—	—	—	+	
<i>L. mitissimus</i> — м. неедкий	—	—	—	+	
<i>L. pyrogalus</i> — м. жгучемлечный	—	—	—	+	
<i>Marasmius scorodoni</i> — чесночник	+	+	—	—	
<i>Morchella conica</i> — сморчок конический	+	+	—	—	
<i>Lactarius helvus</i> — млечник серо-розовый	—	—	—	+	
<i>L. vietus</i> — м. блеклый	—	—	—	+	
<i>Lycoperdon perlatum</i> — дождевик шиповатый	+	+	—	—	
<i>Marasmius oreades</i> — опенок луговой	+	—	+	+	
<i>Pholiota aurivella</i> — чешуйчатка золотистая	+	—	+	+	
<i>Ph. squarrosa</i> — ч. обыкновенная	+	—	—	—	
<i>Russula cyanoxantha</i> — сыроежка синезелтая	+	—	—	+	
<i>R. fellea</i> — с. желчная	+	—	—	—	
<i>R. fragilis</i> — с. ломкая	—	—	—	+	
<i>R. integra</i> — с. цельная	+	—	—	+	
<i>R. lilacea</i> — с. лиловая	+	—	+	+	
<i>R. lutea</i> — с. золотисто-желтая	+	—	—	+	
<i>R. nauseosa</i> — с. неприятная	+	—	—	—	
<i>R. palumbina</i> — с. сизая	+	—	—	—	
<i>R. sphagnophila</i> — с. сфагнолюбивая	+	—	—	—	
<i>Sarcodon imbricatus</i> — ежевик пестрый	+	—	—	+	
<i>Stropharia aeruginosa</i> — строфария синезеленая	+	—	+	—	
<i>Suillus flavidus</i> — масленок болотный	+	—	+	—	
<i>Xerocomus badius</i> — польский гриб	+	—	+	—	

Примечание. Знаком + отмечены то или иное использование вида гриба и рекомендации для его промышленной заготовки.

Основные грибные угодья и урожаи ценных съедобных грибов в Карельской АССР

Вид гриба	Группа типов леса	Характеристика насаждений	Урожай грибов, кг/га			Формула урожайности
			высокий	средний	низкий	
<i>Boletus edulis</i>	Лишайниковая, брусничная и черничная. Черничная.	Сосняки II класса возраста и старше. Подлесок представлен <i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Juniperus communis</i> ; напочвенный покров — <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , видами рода <i>Cladonia</i> и зелеными мхами. Березняки III класса возраста и старше. Подлесок представлен <i>Sorbus aucuparia</i> и <i>Juniperus communis</i> ; напочвенный покров — <i>Agrostis tenuis</i> и <i>Melampyrum pratense</i> .	50	15	5	2B3C3H
<i>Leccinum testaceoscabrum</i> , <i>L. vulpinum</i>	Лишайниковая, брусничная, черничная. Брусничная и черничная.	Сосняки II и III классов возраста. Подлесок представлен <i>Alnus incana</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> и <i>Juniperus communis</i> ; напочвенный покров — <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Calluna vulgaris</i> и видами рода <i>Cladonia</i> . Хвойно-лиственные молодняки II и III классов возраста. Подлесок представлен <i>Alnus incana</i> , <i>Sorbus aucuparia</i> и <i>Juniperus communis</i> ; напочвенный покров — <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Melampyrum silvaticum</i> и зелеными мхами.	100	40	10	2B5C3H
<i>Suillus luteus</i> , <i>S. granulatus</i> , <i>S. variegatus</i>	Брусничная и черничная.	Сосновые молодняки I и II классов возраста. Подлесок представлен <i>Juniperus communis</i> и <i>Salix caprea</i> ; напочвенный покров — <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , видами рода <i>Cladonia</i> и зелеными мхами.	140	60	20	3B5C2H
<i>Lactarius resimus</i>	Черничная.	Чистые и смешанные березняки II класса возраста и старше. Подлесок представлен <i>Alnus incana</i> и <i>Sorbus aucuparia</i> ; напочвенный покров — <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> и разнотравьем.	60	20	5	1B4C5H
<i>L. torminosus</i>	Черничная.	То же.	100	30	15	1B4C5H
<i>Armillariella mellea</i>	Брусничная и черничная.	Вырубки 3—5 лет из-под лиственных и хвойно-лиственных насаждений со свежими почвами.	140	60	25	4B5C1H
<i>Gyromitra esculenta</i>	Лишайниковая, брусничная и черничная.	Вырубки 1—5 лет из-под хвойных и лиственных насаждений с дренированными почвами.	30	15	5	4B5C1H

Примечание. Данные таблицы могут быть использованы для северной и средней подзон тайги Архангельской, Вологодской областей и Коми АССР.

ВЫВОДЫ

1. Загрязнение промышленными отходами почвы и атмосферы, а также увеличивающиеся рекреационные нагрузки отрицательно влияют на плодоношение макромицетов. Наиболее чувствительны к этим изменениям среды микоризные грибы хвойных древесных пород. Ослабление микоризообразования и обеднение состава микоризных грибов является показателем ухудшения состояния лесов. Поэтому в малолесных промышленных районах вопросы охраны макромицетов начинают рассматриваться при решении проблемы лесовыращивания.

2. В таежной зоне еще не закончена инвентаризация видового состава макромицетов, а данные по запасам съедобных грибов нуждаются в уточнении. Ориентировочно используется до 10 % доступного урожая грибов. Тем не менее около городов, крупных населенных пунктов и вблизи дорог наблюдается ослабление плодоношения съедобных грибов, особенно более ценных видов. Усиление рекреации и повышение интенсивности ведения лесного хозяйства увеличивают важность и своевременность разработки предложений по сохранению разнообразия макромицетов, а также по рациональному использованию грибных угодий.

3. Редкие виды грибов таежной зоны впервые включены в «Красную книгу Карелии». Выделено 13 видов, многие из которых приурочены к местообитаниям, легко подвергающимся антропогенной деградации. Поэтому большая роль в решении этого вопроса принадлежит лесным заповедникам.

4. Охрана большинства макромицетов и грибных угодий должна основываться на двух принципах — минимизации воздействия на грибные угодья и комплексной мелиорации лесных биогеоценозов с учетом сохранения или повышения урожая грибов.

Увеличение сети лесных дорог для включения в эксплуатацию малодоступных грибных угодий — наиболее эффективный путь более рационального использования запасов грибов таежной зоны.

Решение задачи повышения ценности грибных угодий должно достигаться за счет использования применяемых лесоводственных мероприятий, оказывающих положительное влияние на плодоношение макромицетов.

В перспективе, с накоплением знаний по биологии плодоношения макромицетов в естественных условиях и увеличением материально-технических возможностей, появятся условия для направленного создания грибных угодий из наиболее ценных видов.

5. Повышение запасов съедобных грибов и ценности грибных угодий может достигаться следующими путями: усилением ценоотического влияния растения-симбионта; повышением элементов питания в почве; улучшением гидротермического режима почвы; повышением активности грибницы.

6. Необходимо расширить ассортимент промышленно заготавливаемых грибов и пересмотреть категории ценности грибов. Эта работа должна выполняться по регионам. Для таежной зоны европейской части СССР предлагаются 47 видов грибов для промышленной заготовки и категории ценности съедобных грибов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди макромицетов лесных фитоценозов по массе карпофоров доминируют микоризные грибы, симбиотически связанные с древесными растениями, от которых они получают энергетические вещества. Связь с древесными растениями, эдификаторами лесных фитоценозов, создает для микоризных грибов выгодные условия по сравнению с другими почвенными микроорганизмами — биотрофами. Микоризные грибы входят в гетеротрофный блок фитоценозов, однако их роль в деструкции органического вещества является еще спорной. По-видимому, в симбиозе с растением у микоризных грибов увеличивается способность к использованию органических веществ, что позволяет корням древесных растений развиваться в лесной подстилке, пнях и валежной древесине. Микосимбиотрофия увеличивает способность высших растений в усвоении макро- и микроэлементов из труднодоступных соединений и слабых почвенных растворов, повышает устойчивость корней к патогенным микроорганизмам и загрязнению почвы фитотоксическими веществами. Отсюда необходимость изучения экологии и функционального значения макромицетов, причем не только как сапротрофов, симбиотрофов и паразитов, но и как структурной части лесных биогеоценозов. Связь микоризных грибов с высшими растениями следует рассматривать как частный случай ризосферных взаимоотношений и как один из путей эволюции растений и макромицетов в процессе приспособления к среде обитания.

В период формирования лесных фитоценозов смена микоризных грибов носит характер сукцессии. Поэтому большой интерес представляет развиваемое в последнее время деление микоризных грибов на грибы ранней и поздней стадии сукцессии. Грибы ранней стадии сукцессии называют еще грибами нарушенных сообществ. К грибам ранней стадии относятся распространенные в лесных питомниках и на возобновляющихся вырубках таежной зоны *Inocybe lacera*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Laccaria laccata* и *Thelephora terrestris*. Считается, что мицелий грибов ранней стадии обладает высокой конкурентной способностью по отношению к другим видам микоризных грибов и почвенным микроорганизмам.

С экологическими особенностями микоризных грибов связан вопрос их роста на гнилой древесине и других органических субстратах. Выявлено 17 видов микоризных грибов, растущих на валежных стволах, пнях и окученных порубочных остатках, и 12 видов — растущих на муравейниках. Получены данные по экологии каждого вида, а для некоторых дана характеристика мицелия и микориз. Рост микоризных грибов в гнилой древесине может быть обусловлен следующими причинами: способностью развиваться при неустойчивом режиме увлажнения и плохой обеспеченности элементами питания; слабой конкурентной способностью по отношению к другим микоризным грибам; ингибирующим влиянием растений напочвенного покрова на развитие мицелия в почве; накоплением мицелия в прилегающих к древесине слоях почвы, что обеспечивает успешную колонизацию им древесины и проникающих в нее корней. После рубки древостоя микоризные грибы в течение десятков лет могут сохранять жизнеспособность в пнях, валеже и крупных корнях.

Большое влияние на распространение макромицетов оказывает живой напочвенный покров. Приуроченность макромицетов к доминирующим в покрове растениям может быть вызвана созданием растениями благоприятных гидротермических условий в верхнем слое почвы, сходной требовательностью к плодородию почвы, и особенно к содержанию азота. Последнее позволяет использовать макромицеты-нитрофилы в качестве индикаторов увеличения в почве доступных соединений азота. Макромицеты обладают различной устойчивостью к отрицательному влиянию растений напочвенного покрова.

Разносторонне влияют на распространение и плодоношение макромицетов лесные пожары. Огонь оказывает на макромицеты как прямое — через уничтожение мицелия и микориз древесных растений, так и косвенное воздействие — через изменения в физико-химических и биологических свойствах почвы, в напочвенном покрове и древостое. На вырубках отрицательное влияние пожаров на плодоношение макромицетов усиливается, так как огнем уничтожается сохранившийся подрост и тонкомерные деревья.

Большинство макромицетов обладает способностью формировать плодовые тела с июля по сентябрь, а многие, в том числе ценные съедобные виды, — с июня по октябрь. Значительные колебания в сроках начала, продолжительности и интенсивности плодоношения определяются погодными условиями и, по-видимому, состоянием мицелия. Оптимальные условия для плодоношения макромицетов создаются в годы со значительным количеством осадков и теплой погодой в мае—августе. Обязательным условием для высоких урожаев макромицетов является теплый и влажный август. Наиболее часто (60 %) плодоношение макромицетов ограничивается малым количеством осадков в летний период. Однако и в такие годы, при выпадении значительных осадков в августе и теплой, без ранних заморозков, осенью, может быть обеспечен средний урожай макромицетов. Соотношение урожаев высоких (В), средних (С) и низких (Н) для средней подзоны тайги выражается формулой $2B^4C^4H$. Потери урожая съедобных грибов от поражения личинками насекомых (червивость) составляют в среднем около 50 %. Колебания червивости грибов по годам обусловлены в основном сроками плодоношения — червивость одних и тех же видов грибов возрастает при летнем их появлении и снижается при осеннем.

Применение удобрений в сосняках брусничных и березняках разнотравных оказывает разностороннее влияние на состав и урожаи макромицетов. Макромицеты отзываются преимущественно на внесение азота, что связано с постоянным дефицитом его в лесных фитоценозах таежной зоны. Большинство макромицетов изучаемых насаждений представлено микоризообразователями. Поэтому их реакция на азот отражает один из путей приспособления микосимбиотрофных древесных растений к азотному питанию.

Влияние азотсодержащих удобрений на плодоношение макромицетов имеет следующие особенности. В сосняках брусничных периодическое внесение полного удобрения стимулирует плодоношение макромицетов, тогда как применение только азота снижает урожаи макромицетов. Одна из причин ослабления плодоношения макромицетов в результате внесения азота — изменение комплекса микроорганизмов с увеличением численности бактерий. Плодоношение макромицетов усиливается с первого года внесения полного удобрения. Видовой состав основных макромицетов на удобренных делянках не изменяется, что согласуется с данными о сохранении на них у сосны спектра микориз, характерного для контрольного участка. При ежегодном внесении удобрений плодоношение макромицетов прекращается на 6—8 лет. В этот период происходит приспособление микроорганизмов почвы и корней сосны к повышенному содержанию элементов питания. При восстановлении плодоношения макромицетов в вариантах опытов с азотсодержащими удобрениями изменяется видовой состав доминантов. Последнее согласуется с изменением спектра микориз у сосны. Наибольшее разнообразие микориз отмечено при внесении азотно-калийных удобрений,

где создаются оптимальные условия для плодоношения макромицетов. Во всех вариантах опыта и на контроле активная часть корней представлена исключительно микоризами.

В березняках разпотравных смена доминантов начинается с первого года и происходит в течение 2—3 лет с начала внесения азотсодержащих удобрений. При этом полностью или частично подавляется плодоношение многих съедобных грибов. Через 2—3 года после прекращения внесения удобрений часть из них восстанавливает плодоношение, и урожай их часто превышает урожай на контрольной делянке. С годами различия в относительном участии видов в общем урожае макромицетов на контрольной и опытных делянках уменьшаются. Повторное внесение удобрений вновь вызывает смену доминантов, но подавляющее влияние удобрений на плодоношение макромицетов выражено слабее. То есть происходит адаптация макромицетов к повышенному содержанию элементов питания в почве. Некоторые виды, начало плодоношения которых в фитоценозе совпало с внесением удобрений, на опытных делянках не плодоносили до конца наблюдений. Среди них есть ценный съедобный вид, симбионт березы — *Lactarius resimus*.

Применением удобрений можно вызвать плодоношение и обеспечить высокие урожаи *Lactarius necator*, а из ядовитых грибов — *Amanita muscaria* и особенно *Paxillus involutus*.

Полученные данные могут быть использованы в прогнозировании возможных изменений в составе и запасах съедобных грибов в случае широкого применения удобрений в лесах таежной зоны для получения дополнительной древесины.

Однако, по нашему мнению, с позиции охраны и рационального использования макромицетов таежной зоны следует ориентироваться на повышение производительности лесов за счет создания смешанных насаждений с участием почвоулучшающих древесных и кустарниковых пород. Среди них первостепенная роль должна принадлежать березам, которые имеют наиболее богатый набор ценных микоризных съедобных грибов и распространены почти во всех типах леса. На более богатых почвах, кроме березы повислой, заслуживают внимания ольха серая и рябина обыкновенная, а из кустарников — можжевельник обыкновенный. Эти растения стимулируют плодоношение микоризных съедобных грибов через улучшение физико-химических и биологических свойств почвы.

Наиболее резко ухудшаются условия для развития макромицетов после сплошной рубки древостоя. При этом происходит отмирание мицелия макромицетов в лесной подстилке, по-видимому, вызванное в основном углеродным голоданием, а также неблагоприятными изменениями в окружающей среде. На вырубках первых 5 лет наиболее распространены из симбиотрофов *Lactarius rufus* (на песчаных почвах), *Laccaria laccata* и *Thelephora terrestris*, а из ксилотрофов — *Armillariella mellea* и *Hypholoma fasciculare*.

Влияние рубок ухода на плодоношение макромицетов проявляется через изменение состава древостоя, направленности и интенсивности почвенных процессов. Степень изменения последних наиболее наглядно отражает живой напочвенный покров. Так, удаление при осветлениях и прочистках березы из первого яруса, определяющего доминирующие виды микоризных грибов, вызывает прекращение плодоношения связанных только с нею грибов-симбионтов. В результате сокращаются запасы *Lactarius resimus*, *L. torminosus* и *Leccinum scabrum*. Одновременно с удалением березы в напочвенном покрове усиливается развитие травянистых растений и ухудшаются условия для плодоношения всех макромицетов. Особенно неблагоприятное влияние на развитие макромицетов оказывает сплошная обработка молодняков арборицидами.

В сосняках брусничных проведение прореживаний стимулирует плодоношение макромицетов. Аналогичное влияние на макромицеты должны оказывать проходные и санитарные рубки, поскольку они также будут способствовать улучшению гидротермического режима в верхнем слое почвы. В черничных и кислич-

ных типах леса все виды рубок ухода усиливают развитие травянистых растений и плодоношение макромицетов будет подавляться, особенно симбиотрофов. Внешение азота при прореживаниях в сосняках брусничных ослабило плодоношение макромицетов. Совместное применение прочисток и азота в сосняках черничных усилило развитие напочвенного покрова, что еще больше ухудшило условия для плодоношения макромицетов.

В связи с рубками ухода важное значение имеет вопрос использования березы для повышения плодородия почвы и урожая ценных съедобных грибов. Известно, что участие березы в составе сосновых молодняков в количестве 30—40 % положительно влияет на накопление запаса древостоя. Установлено, что такие ценные съедобные грибы, как *Lactarius torminosus* и *L. resimus*, устойчиво плодоносят в группах березы размером не менее 0.01 га. Поэтому важно, чтобы при уходах за хвойно-лиственными молодняками формировали биогруппы из березы размером 0.01—0.02 га, а при создании культур из хвойных пород березу вводили кулисами шириной не менее 10 м. При этом каждый отрезок кулисы будет иметь свойства биогрупп. То есть с учетом как оптимальных условий плодоношения микоризных съедобных грибов, так и производительности смешанных березово-сосновых насаждений сделан вывод о целесообразности создания устойчивых биогрупп из составляющих древесных пород. Можно предполагать, что дальнейшее изучение микоризных грибов и микосимбиотрофии поможет более углубленно подойти к обоснованию оптимального строения высокопродуктивных насаждений.

Стратегия охраны видов макромицетов, особенно редких, заключается в сохранении их местообитаний. Эта задача должна решаться при организации лесных заповедников и заказников. Основным направлением в рациональном использовании запасов съедобных грибов являются деконцентрация мест их заготовки и увеличение ассортимента видов для промышленной переработки. Большинство лесных съедобных грибов и все ценные виды являются симбиотрофами. В условиях слабого использования урожая съедобных грибов повышение их плодоношения должно основываться на применении лесоводственных мероприятий, улучшающих состояние растений-симбионтов и усиливающих их ценотическое влияние на почву. Для повышения организации заготовок грибов необходимо дальнейшее изучение особенностей их плодоношения, выполняемое на лесотипологической основе.

Необходимо отметить, что решение многих вопросов, затронутых в данной работе, остается делом будущего. Особенно это относится к разработке мероприятий по увеличению плодоношения ценных видов съедобных грибов-симбионтов. Автор считает свою задачу выполненной, если привлечет внимание различных специалистов к изучению проблемы экологии и плодоношения макромицетов-симбиотрофов.

Литература

- Абатуров Б. Д., Карпачевский Л. О. Влияние кротов на водно-физические свойства дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1966. № 6. С. 58—66.
- Аксаков С. Т. Замечания и наблюдения охотника брать грибы // Вестн. естеств. наук. 1856. № 6. С. 162—171.
- Алексеев И. А., Хохленко А. В. Сукцессия дереворазрушающих грибов при разложении пней в чистых сосновых культурах на старопахотах и лесных почвах // Материалы VI симпозиума микологов и лихенологов Прибалт. республик. Рига, 1971. С. 88—91.
- Аристовская Т. В. Микробиология подзолистых почв. М.; Л., 1965. 187 с.
- Беглянова М. И. Флора агариковых грибов южной части Красноярского края. Красноярск, 1982. Ч. 1. 205 с.
- Беккер З. Э., Янгулова И. В. О некоторых факторах, влияющих на распространение почвенных грибов в ризосфере растений // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1960. Т. 65, № 4. С. 60—65.
- Булах Е. М. Макромицеты лесов верхней части бассейна р. Уссури // Микология и фитопатология. 1977. Т. 2, вып. 3. С. 117—181.
- Бункина (Ситникова) И. А. Микотрофность главных древесных и кустарничковых пород Приморского края // Тр. Дальневост. фил. / АН СССР. Сиб. отд.-ние. Сер. ботан. 1962. Т. 5. С. 79—126.
- Бурова Л. Г. Макромицеты широколиственно-еловых лесов Смоленской области // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3, вып. 4. С. 358—360.
- Бурова Л. Г. Группировки макромицетов в лесных биогеоценозах (подзона широколиственно-еловых лесов): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1971. 21 с.
- Бурова Л. Г. Экологические особенности макромицетов в елово-широколиственных лесах Подмоскovie. 1. Влияние древостоя на развитие и распределение макромицетов // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 5. С. 402—405.
- Бурова Л. Г. Запасы грибов-макромицетов в лесных биогеоценозах Подмоскovie // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 1. С. 3—6.
- Бурова Л. Г. Влияние травяного и мохового покрова на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмоскovie // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10, вып. 2. С. 81—85.
- Бурова Л. Г. Экология грибов-макромицетов. М., 1986. 222 с.
- Бурова Л. Г., Трапидо И. Л. Микологические особенности березняка волосистоосокового в связи с длительным рекреационным воздействием // Лесоведение. 1975. № 1. С. 49—55.
- Васильева Л. Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л., 1959. Ч. 1. С. 192—211.
- Васильева Л. Н. Агариковые шляпочные грибы (пор. *Agaricales*) Приморского края. Л., 1973. 331 с.
- Васильева Л. Н., Назарова М. М. Грибы-макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края // Комплексное стационарное исследование лесов Приморья. Л., 1967. С. 122—164.
- Васильков Б. П. Съедобные и ядовитые грибы: Определитель. М., 1948. 134 с.
- Васильков Б. П. Очерки географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.; Л., 1955. 87 с.
- Васильков Б. П. Урожай грибов и погода // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 2. С. 258—262.
- Веремьева С. С. Видовой состав и динамика плодоношения пищевых макромицетов в лесных биогеоценозах южной подзоны тайги // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20, вып. 5. С. 345—350.
- Веремьева С. С. Влияние минеральных удобрений на урожай съедобных шляпочных грибов // Лесоведение. 1988. № 2. С. 48—55.
- Веремьева С. С., Черкасов А. Ф. Влияние рубок ухода в южнотаежных лесах на урожай съедобных грибов // Растит. ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 4. С. 418—425.
- Возняковская Ю. М. Опыт выращивания и испытания чистых культур микоризных грибов // Тр. Комплексной науч. экспед. по вопросам полезащитного лесоразведения. М., 1952. Т. 2, вып. 2. С. 161—169.
- (Воронин М. С.) Woronin M. S. Über die sogenannte Pilzwurzel (Mykorrhiza) von A. B. Frank // Berl. d. d. Ges. 1885. 3, N 205. S. 2.

Воронова В. С. О типах вырубок Карелии // Вопр. лесоведения и лесной энтомологии в Карелии. М.; Л., 1962. С. 5—21.

Ганжа Р. В. Исследования эколого-биологических особенностей и урожайности маслюка зернистого и маслюка обыкновенного // Укр. ботан. журн. 1971. Т. 28, вып. 6. С. 766—771.

Гарибова Л. В., Сафрай А. И., Шалатова Н. Б. Условия плодоношения некоторых видов рода *Agaricus* Fr. Emend. Karst. // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 3. С. 259—264.

Гордягин А. Я. Растительность Татарской республики : Географическое описание Татарской республики. Казань, 1922. Ч. 1. Природа края. С. 1—163.

Горленко М. В. Эволюция паразитизма фитопатогенных грибов // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10, вып. 1. С. 5—10.

Давыденко И. А. О почвенном температурном оптимуме массового плодоношения съедобных грибов // Экология. 1974. № 2. С. 75—76.

Дармолатова Н. Д. Ведьмины кольца в Восточном Колорадо и их влияние на растительность: Реф. работы. Х. Л. Шантц, В. Л. Пимейзель // Материалы по микологии и фитопатологии России. 1922. С. 126—127.

Докучаев Ф. Грибной промысел в Каргопольском уезде Олонецкой губернии // Изв. Арханг. о-ва изучения Рус. Севера. 1912. С. 12.

Доминик Т. И. Значение микотрофизма для лесного хозяйства // Микоризы растений. М., 1963. С. 321—330.

Дрогостайская Е. В. Новые данные о влиянии шляпочных грибов на травянистую растительность // Природа. 1949. № 9. С. 67—68.

Еропкин К. И. Микоризы дикорастущих и интродуцированных голосеменных в Советском Союзе : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1975. 29 с.

Згуровская Л. Н. Строение, рост и некоторые функции корневых систем медленно-растущего и быстрорастущего подроста ели (*Picea excelsa* L.) в зависимости от рубок ухода // Тр. Ин-та леса / АН СССР. Сиб. отд-ние. М.; Л., 1962. Т. 53. С. 126—135.

Зерова М. Я. *Scleroderma verrucosum* Pers. — один из микоризных грибов деревьев порид в уловах стелу Укр. РСР // Ботан. журн. АН УРСР. 1950. Т. 7, вып. 4. С. 90—95.

Зерова М. Я. Актуальность, неотложность охраны генофонда напочвенных грибов в лесных биогеоценозах Украины : Генетические ресурсы растений и животных УССР: Изучение, использование, пополнение и сохранение // Материалы сес. науч. совета по биол. пробл. АН УССР и Юж. отд-ния ВАСХНИЛ (Киев, 1985). Киев, 1987. С. 42—44.

Зерова М. Я., Воробьев Д. В. Микоризы и проблема лесоразведения в степи Украинской ССР // Тр. Комплексной науч. экспед. по вопросам полезащитного лесоразведения. М., 1952. Т. 2, вып. 2, С. 200—207.

Зимин В. Б., Кузьмин И. А. Экологические последствия применения гербицидов в лесном хозяйстве. Л., 1980. 175 с.

Ильев Л. И., Бурак Ф. Ф. Учет, оценка и проектирование использования недревесных лесных ресурсов при лесоустройстве // Лесн. хоз-во. 1982. № 7. С. 39—40.

Каверзина Л. Н., Прокушкин С. Г. Состав корневых выделений сосны обыкновенной в зависимости от температуры почвы // Экология. 1984. № 1. С. 64—66.

Казимиров Н. И. Изменение микроклиматических условий в лиственно-еловых молодняках под воздействием рубок ухода // Рубки ухода в лиственно-еловых молодняках Карельской АССР. М., 1964. С. 20—34.

Каламэс К. А. Агариковые грибы Эстонии : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Таллинн, 1975. 110 с.

(Каменский Ф. М.) Kamenski F. M. Die vegetationsorgane der *Monotropa hypophitis* L. // Bot. Ztg. 1884. 29. S. 459.

Кауцис А. Болезнь сосновых корней // Лесное хозяйство. 1962. № 8. С. 51.

Коваленко А. Е. О происхождении эктотрофной микоризы : Тез. докл., представленных на 9-й делегат. съезд Всесоюз. ботан. о-ва // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 1. С. 106—107.

Козловская Л. С. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных с макро- и микромицетами // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 31—36.

Козьяков С. Н. Материалы по экологии и плодоношению белого гриба на Украине // Растит. ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 1. С. 126—133.

Козьяков С. Н. Научные основы учета недревесного растительного сырья в процессе лесоустройства: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Киев, 1984. 49 с.

Комирная О. Н., Фурсаев А. Д. Лесные грибы лесопосадок полупустынного Заволжья и вопросы образования микоризы // Ботан. журн. 1953. Т. 38, вып. 3. С. 426—428.

Красильников П. К. Придаточные корни и корневая система у кедра в Центральном Саяне // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 8. С. 1194—1206.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Кузьмин И. А. Изменение состава древостоя различными способами ухода // Состояние лесных биогеоценозов после обработки 2,4-Д. Петрозаводск, 1983. С. 5—12.

Куликова В. К. Изменен агрохимических свойств почв при внесении минеральных удобрений // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск. 1977. С. 24—41.

- Купревич В. Ф. О физиологической роли микоризы // Тр. Комплексной науч. экспед. по вопросам полезащитного лесоразведения. М., 1952. Т. 2, вып. 2. С. 39—46.
- Кутафьева Н. П. Влияние удобрений на урожай грибов в сосняках среднего Приангарья // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 4. С. 228—233.
- Лазарева И. П., Зябченко С. С. Воздействие лесозаготовительной техники на почву при рубке сосновых лесов // Влияние хозяйственных мероприятий на лесные почвы Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 112—129.
- Лебедева Л. А. Грибы, заготовка и переработка. Л.; М., 1937. 200 с.
- Левкина Л. М., Сидорова И. И. Влияние погодных условий лета 1981 г. на развитие разных групп грибов в Подмоскowie // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 1. С. 85—92.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., 1953. 227 с.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. 2-е изд. М., 1971. 216 с.
- Логинова В. Г., Ивашкина Л. А. Микориза ивы // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 30—32.
- Лопатин В. Д. Ель на березе // Природа. 1959. № 10. С. 112.
- Лукин В. Я. Правовые аспекты охраны грибов в Латвии // Экологические особенности низших растений Сов. Прибалтики. Вильнюс, 1977. С. 140—141.
- Мазелайтис И. В. Охрана редких видов макромицетов // Микология и фитопатология. 1978. Т. 12, № 4. С. 360—361.
- Малоземова Л. А., Коруна Н. П. О влиянии муравьев на почву // Экология. 1973. № 5. С. 98—101.
- Малый Л. П. и др. Методика выделения специализированных площадей для промышленных заготовок пищевых грибов в лесах европейской части СССР / Л. П. Малый, С. Н. Козьков, А. Ф. Черкасов, В. И. Шубин, Е. Б. Яковлев. Гомель, 1985. 25 с.
- Марфенина О. Е., Макарова Н. А. Комплекс почвенных микромицетов как показатель восстановления рекреационно нарушенных биогеоценозов // Биологические науки. 1984. № 9 (249). С. 99—103.
- Матвеев В. А. Прогноз плодоношения съедобных грибов // Микология и фитопатология. 1972. Т. 6, вып. 4. С. 358—360.
- Мелехов И. С. Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 5—33.
- Мелехов И. С. Рубки и возобновление в лесах Севера. Архангельск, 1960. 201 с.
- Миловидова Л. С., Миловидов Ю. П., Толстова Н. Ю. Развитие некоторых грибов-макромицетов в окрестностях г. Томска // Тр. НИИ биологии и биофизики при Томск. ун-те. 1976. № 7. С. 184—186.
- Мироненко О. Н. Грибные угодья на севере Коми АССР // Интенсификация подсочки и использование вторичной продукции леса. Архангельск, 1986. С. 136—143.
- Михайловский Л. В. Новые для микрофлоры СССР виды агариковых грибов из Хибинского горного массива // Новости сист. низш. раст. 1975. С. 205—212.
- Нанаи Э. Об условиях образования плодовых тел грибов // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 11. С. 1620—1624.
- Неволин О. А. Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера. Архангельск, 1969. 103 с.
- Нездоймино Э. Л. Шляпочные грибы некоторых еловых и сосновых лесов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 2. С. 151—157.
- Нездоймино Э. Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов-макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 4. С. 284—290.
- Нездоймино Э. Л. Шляпочные грибы северо-восточного побережья Байкала: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1970. 20 с.
- Нездоймино Э. Л. Шляпочные грибы СССР: Род. *Cortinarius* Fr. Л., 1983. 240 с.
- Нечаев А. П. Факторы естественного возобновления ели аянской // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1964. № 5. С. 745—748.
- Нечаев А. П. Роль животных в возобновлении ели аянской на валеже // Растит. и живот. мир Дальнего Востока. Хабаровск. 1975.
- Никитин Н. Р. Опыты разведения съедобных грибов // Вестн. садоводства. 1878. № 4. С. 227—232.
- Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф., Габукова В. В. Влияние мочевины на азотный и фосфорный обмен у сосны обыкновенной // Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на севере. Петрозаводск, 1977. С. 52—66.
- Пармасто З. Х., Каламээс К. А. Охрана грибов в СССР // Экология и биология низших растений: Тез. докл. 9-й симпози. микологов и лишенологов Прибалт. сов. республик и БССР. Минск (17—19 нояб. 1982 г.). Минск, 1982. С. 120—121.
- Переведенцева Л. Г. Микоризные грибы и микосимбиотрофизм растений в сосновых лесах Центрального Прикамья // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 59—66.
- Переведенцева Л. Г., Степанова Н. Т. Эктомикоризные агариковые грибы в лесных ценозах Центрального Прикамья // Микориза растений / Респ. сб. науч. тр. Пермь, 1979. С. 52—61.
- Петренко И. А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск, 1978. 134 с.

- Попов Л. В. Некоторые диалектические вопросы охраны природы // Рациональное природопользование и охрана среды на БАМе. Иркутск, 1978. С. 14—18.
- Прокопьев М. Н. Воспроизводство сосновых лесов южной и средней подзон европейской тайги : Автореф. дис. . . д-ра с.-х. наук. Л., 1984. 38 с.
- Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.
- Рий В. Ф. Сосущие корни липы мелколистной // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Тула, 1979. С. 101—103.
- Родионова С. В. Микофлора ельников черничных южной Карелии и ее роль в процессах минерализации хвойного опада / Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Петрозаводск, 1970. 23 с.
- Родионова С. В. Макромицеты древесины и подстилки сосновых боров заповедника «Кивач» // Тр. гос. заповедника «Кивач». Петрозаводск, 1973. Вып. 2. С. 3—10.
- Рожков А. С. Из удельных северных лесов // Лесн. журн. 1904. Вып. 3—4. С. 649—706.
- Ронконен Н. И. Вырубки и естественное лесовозобновление на них // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской обл. Петрозаводск, 1975. С. 36—65.
- Русаков О. С. Материалы по изучению урожайности хозяйственно важных шляпочных грибов // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2, вып. 1. С. 11—17.
- Самуцевич М. М. Разведение лесных грибов // Сов. ботаника. 3. 1938. С. 116—121.
- Самуцевич С. А. О значении экто-, эндотрофных микориз в питании древесных растений // Тр. конф. по микотрофии растений. М., 1955. С. 149—168.
- Саркина И. С. Микориза можжевельника высокого в заповеднике «Мыс Марьян» // Бюл. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та с.-х. микробиологии. Л., 1986. № 44. С. 46—49.
- Селиванов И. А. Микотрофизм растений в лесной зоне // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1977. С. 5—26.
- Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 232 с.
- Семенова Л. А. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 103—132.
- Сергеева Р. В. Эндотрофная микориза косточковых плодовых культур // Биология и агротехника слаброслых деревьев яблони. Воронеж, 1972. С. 122—126.
- Сержанина Г. И. и др. Грибы наших лесов / Г. И. Сержанина, З. Н. Кудряшова, В. М. Туткевич, Ф. Ф. Захарыч. Минск, 1965. 198 с.
- Сезмен Х. О влиянии минеральных удобрений на урожай грибов в сосняке черничнике // Лесоводственные исследования. Рига, 1977. Т. 13. С. 69—70.
- Сибирякова М. Д. Полезная роль почвенной мезофауны в лесу // Лесн. журн. 1969. № 2. С. 160.
- Скрябина А. А. Урожай и заготовки грибов на территории РСФСР // Растит. ресурсы. 1974. Т. 10, № 3. С. 437—445.
- Скрябина А. А., Ларина Т. Т. Урожайность съедобных грибов в разных типах леса // Растит. ресурсы. 1967. Т. 3, вып. 2. С. 202—204.
- Смирнов А. В. Напочвенные грибы-макромицеты коренных и производных лесных формаций южного Приангарья и Прибайкалья // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1968. Т. 64. С. 356—359.
- Соломахина В. М. Напочвенные макромицеты лесов Среднего Днепра // Микология и фитопатология. 1984. Т. 18, вып. 3. С. 262.
- Стрелкова А. А. Содержание малолетучих эфиров 2, 4-Д в почвах // Воздействие 2,4-Д на биогеоценозы лиственно-сосновых молодняков. Петрозаводск, 1976. С. 27—31.
- Сычева З. Ф. Влияние условия местообитаний на характер эктотрофной микоризы у некоторых растений // Тр. Карел. фил. / АН СССР. 1964. Вып. 37. С. 138—146.
- Тарасова Ж. Г. Микориза хвойных пород в условиях Армянской ССР : Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Ереван, 1974. 24 с.
- Торев А., Запрянов И. Самодивски кръгове, поява и причини // Науч. тр. Высш. селскостоп. ин-та В. Коларов. Пловдив, 1970. Т. 19, № 4. С. 149—152.
- Ткаченко М. Е. Леса Севера // Тр. по лесн. опыт. делу в России. 1911. Вып. 25.
- Толпышева Т. Ю. Влияние лишайников на численность почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 9. С. 1341—1344.
- Томилин Б. А. Шляпочные грибы некоторых растительных сообществ «Денежкина Камня» (Средний Урал) // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 4. С. 546—551.
- Тюрин Е. Г., Шишкин Н. А. Ресурсы ягод и грибов в лесах европейского Севера // Лесохозяйственная информация ЦБНТИ лесн. хоз-ва. 1975. № 2. С. 22—23.
- Фомина В. И., Гаврилова Л. П. К вопросу прогнозирования съедобных грибов // Автоматизированные системы плановых расчетов в респ. плановых органах. 1977. № 11. С. 51—58.
- Частухин В. Я. О биологии и экологии грибов-микоризообразователей // Конф. по микотрофии растений. М., 1955. С. 89—101.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. 325 с.
- Чумак Н. Ф. Микориза сосны на песчаных почвах в связи с применением удобрений: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Петрозаводск, 1981а. 25 с.
- Чумак Н. Ф. Микоризы, образуемые грибами рода *Suillus* у сосны обыкновенной // Микология и фитопатология. 1981б. Т. 15, вып. 3. С. 202—207.
- Шемаханова Н. М. Микотрофность древесных пород. М., 1962. 374 с.

Широких П. С. Зависимость формирования плодовых тел белого гриба и подберезовика от некоторых факторов внешней среды // Учен. зап. Омск. гос. ин-та. 1972. Вып. 64. С. 112—115.

Шубин В. И. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате // Тр. Карел. фил. / АН СССР. 1957. Вып. 7. С. 127—133.

Шубин В. И. Наблюдения за распространением *Laccaria laccata* (Fr.) Cooke // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 9. С. 1305—1310.

Шубин В. И. Грибы карельских лесов. Петрозаводск, 1965. 90 с.

Шубин В. И. Плодоношение и урожайность съедобных грибов в спелых лесах южной Карелии // Лесн. растит. ресурсы южной Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 111—124.

Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л., 1973. 263 с.

Шубин В. И. Плодоношение *Armillariella mellea* (Vahl ex Fr.) Karst. на Северо-Западе европейской части СССР // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10, вып. 2. С. 128—133.

Шубин В. И. К экологии микоризных грибов, растущих на гнилой древесине // Микоризные грибы и микориза лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 89—97.

Шубин В. И. Плодоношение съедобных грибов в хвойно-лиственных молодняках, обработанных 2,4-Д // Состояние лесных биогеоценозов после обработки 2,4-Д. Петрозаводск, 1983а. С. 17—28.

Шубин В. И. Обработка почвы под лесные культуры на вырубках западной части европейского Севера: Состояние и перспективы // Вопросы лесовосстановления и лесозащиты в Карелии. Петрозаводск, 1983б. С. 45—53.

Шубин В. И. Грибы // Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 98—111.

Шубин В. И. Белый гриб: Экология и плодоношение. Петрозаводск, 1986. 44 с.

Шубин В. И. Грузди и рыжики: Экология и плодоношение. Петрозаводск, 1987. 36 с.

Шубин В. И. Микоризные грибы Северо-Запада европейской части СССР. Петрозаводск, 1988. 136 с.

Шубин В. И., Данилевич В. М. Микрофлора почв основных типов вырубок южной Карелии // Плодородие почв Карелии. М.; Л., 1965. С. 159—170.

Шубин В. И. и др. Плодоношение съедобных грибов и содержание в них 2,4-Д / В. И. Шубин, И. Ю. Ивонис, С. В. Родионова, Х. И. Хирвонен // Воздействие 2,4-Д на биогеоценоз лиственно-сосновых молодняков. Петрозаводск, 1976. С. 44—50.

Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области. Л., 1979. 107 с.

Шубин В. И., Куликова В. К., Леонтьева Р. В. Содержание микроэлементов в шляпочных грибах в связи с применением удобрений // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск, 1977. С. 115—119.

Шубин В. И., Ронконен Н. И., Саукконен А. В. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов березовых молодняков // Микология и фитопатология. 1977а. Т. 11, вып. 4. С. 294—303.

Шубин В. И., Ронконен Н. И., Саукконен А. В. Влияние минеральных удобрений на плодоношение шляпочных грибов в культурах сосны // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск, 1977б. С. 109—115.

Шубин В. И., Яковлев Е. Б. Повреждаемость грибов и заселяющие их насекомые // Растит. ресурсы в связи с побочным использованием в лесах Карелии. Петрозаводск, 1983. С. 96—118.

Шутов И. В., Мартынов А. Н. Арборициды в лесном хозяйстве. М., 1974. 168 с.

Шутов И. В. и др. Лесные плантации: (Ускоренное выращивание ели и сосны) / И. В. Шутов, Е. Л. Маслаков, И. А. Маркова, Е. В. Полянский, В. П. Бельков, Е. Г. Гладков, И. Н. Головчанский, Б. Н. Рябинин, В. А. Морозов, Н. С. Шиманский. М., 1984. 248 с.

Яковлев Е. Б. Сукцессии трофических группировок личинок двукрылых в плодовых телах шляпочных грибов // Докл. АН СССР. 1980. Т. 252, № 2. С. 506—509.

Acsal I., Largent D. L. Ectomycorrhizae of selected conifers growing in sites which support dense growth of backenfern // Mycotaxon. 1983. Vol. 16, N 2. P. 509—518.

Arnolds Ecf. Les modifications recentes de la mycoflore des Pays-Bas et en particulier la rarefaction des champignons mycorrhiziens // Natura mosana. 1987. Vol. 40. N 3. P. 53—80.

Barsali E. Contribuzione allo studio dei rapporti delle micorize ectotrofiche di alcune essenze arbree // Soc. Toscana Sci. Atti. Proc. Verbali. 1922. N 31. P. 16—20.

Benes J. Komunikační funkce lesního hospodářství // Lesn. pr. 1975. T. 54, N 10—11. P. 473—486.

Bethlenfalvay G. J., Pacovsky R. S., Brown M. S. Parasitic and mutualistic associations between a mycorrhizal fungus and soybean: Development of the endophyte // Phytopathology. 1982. Vol. 72, N 7. P. 894—897.

Björkman E. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte // Symp. Bot. Upsal. 1942. Bd 6 (2). S. 1—191.

Bond R. D. The influence of the microflora on the physical properties of soils. II. Field studies on water repellent stands // Austral. J. Soil Res. 1964. Vol. 2, N 1. P. 123—131.

Boullard B. Commentaire sur une étude récente de Handley: Mycorhizes et reboisement des landes a *Calluna vulgaris* // Rev. forest. franc. 1964. Vol. 16, N 2. S. 140—143.

Branzanti B., Zambonelli A., Govi G. Micorizzazione di *Pinus pinea* con *Laccaria laccata* ed *Hebeloma crustuliniforme* // Micol. ital. 1985. Vol. 14, N 3. P. 3—10.

Brechet C., Tacon F. Le. Responses of endomycorrhizal and non-mycorrhizal plants of *Acer pseudoplatanus* to different levels of soluble and non-soluble phosphorus // Europ. J. Forest Pathol. 1984. T. 14, N 2. P. 68—77.

Bowen G. D. Nutrien status effects of loss amidum and amino acides from pine roots // Plant and Soil. 1969. Vol. 30, N 1. P. 139—142.

Brown R. T., Mikola P. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees // Acta Forest. Fenn. 1974. N 141. P. 1—23.

Bumbieris M., Lloyd A. B. Influence of soil fertility and moisture on lysis of fungal hyphae // Austral. J. Biol. Sci. 1967. Vol. 20, N 1. P. 103—112.

Busetti L. Sulle micorrise dei tigli // Allionia. 1962. N 8. P. 45—54.

Chakly M., Berthelin J. Role d'une ectomycorhize «*Pisolithus tinctor* — *Pinus caribea*» et d'une bacterie rhizospherique sur la mobilisation du phosphore de phosphates minéraux et organiques insolubles // Collog. JNRA. 1982. N 13. P. 215—220.

Chakraborty S., Theodorou C., Bowen G. D. The reduction of root colonization by mycorrhizal fungi by mycophagus amoebae // Can. J. Microbiol. 1985. Vol. 31, N 3. P. 295—297.

Chiariello N., Hickman J. C., Mooney H. A. Endomycorrhizal role for interspecific transfer of phosphorus in a community of annual plants // Science. 1982. Vol. 217, N 4563. P. 941—943.

Danielson R. M. Ectomycorrhiza formation by the operculate discomycete *Sphaerospora brunnea* (Pezizales) // Mycologia. 1984. Vol. 76, N 3. P. 454—461.

Deacon J. W., Donaldson S. J., Last F. T. Sequencies and interactions of mycorrhizal fungi on birch // Plant and Soil. 1983. Vol. 71, N 1—3. P. 257—262.

Delmas J., Poiton N. La mycorrhization de *Quercus pubescens* par *Tuber melanosporum* en conditions controlees: influence de quelques facteurs du milieu // Mushroom Sci. 10 : Proc. 10-th Intern. Congr. Sci. and Cultiv. Edible Fungi (Bordeaux—Paris, 1978). Paris, 1979. Pt. 1. P. 955—1006.

Denker M. Beobachtungen über die Abhängigkeit der Fruktifikation von *Amanita muscaria* und *Boletus edulis* von den Witterungsverhältnissen im Jahre 1973 // Z. Pilzk. 1975. Bd 41, N 1—2. S. 39—44.

Dimbleby G. W. Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of north-east Yorkshire // Forestry. 1953. Vol. 26. P. 41—52.

Dominik T., Majchrowicz J. Studies on the tuberculate mycorrhizae of douglas fir (*Pseudotsuga taxifolia* Britton) // Ekol. Polska. 1967. T. 15, N 3. P. 75—90.

Fassi B., Fontana A. Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del pino strobo in vivaio. II. Micorrize di «*Thelephora terrestris*» Ehrh. ex Fries. di *Laccaria laccata* (Scop.) Berk. et Br. di *Hebeloma mesophaeum* Pers ex Fries // Allionia. 1966. N 12. P. 47—53.

Fassi B., Jodice R., Vanden Driessche R. Matiere organique et mycorrhizes dans le developpement des semis de *Pinus trohis* // Allionia. 1972, N 18. P. 13—32.

Finlay R. D., Read D. J. The structure and function on the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. II. The uptake and distribution of phosphorus by mycelial strands interconnecting hostplants // New Phytol. 1986. Vol. 103, N 1. P. 157—165.

Fleming L. V. Experimental study of sequences of ectomycorrhizal fungi on birch (*Betula* sp.) seedling root systems // Soil. Biol. and Biochem. 1985. Vol. 17, N 5. P. 591—600.

Fogel R., Hunt G. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a douglas-fir ecosystem // Can. J. Forest Res. 1983. Vol. 13, N 2. P. 219—232.

Fontana A., Luppi A. M. Funghi saprofiti isolati da ectomicorrize // Allionia. 1966. N 12. P. 39—46.

Frank A. B. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze // Ber. Dtsch. bot. Gés. 1885. Bd 3, N 27. S. 128—145.

Frank A. B. Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1888. N 6. S. 248—269.

Froidevaux L. Dans la réserve de Derborace, un rescape de l'exploitation des forêts: *Poria terrestris* (DC. ex Fr.) Sacc. mycorrhizique sur *Abies alba*, *Larix decidua* et *Picea abies* // Schweiz. Z. Forstw. 1975. Jg. 126, N 1. P. 65—66.

Gaisbauer G. Waldverwüstung durch Strensalz in rechtlicher Sicht // Wald und Holzwirt. 1985. Bd 33, N 379. P. 54—55.

Giltrap N. J., Lewis D. H. Catabolite repression of the synthesis of pectin — degrading enzymes by *Suillus luteus* (L. ex Fr.) S. F. Gray and *Hebeloma oculatum* Bruchet // New. Phytol. 1982. Vol. 90, N 3. P. 485—493.

Göbl P. Mykorrhizaversuche für das Aufforstungsgebiet im Sellrain // Allg. Forstztg. 1970. N 12. S. 322—323.

Göbl P. Mykorrhiza — Untersuchungen in Österreichischen Douglasienbeständen // Cbl. Ges. Forstwesen. 1977. Vol. 94, N 4. S. 186—194.

Godbout C., Fortin J. A. Morphological features of synthesized ectomycorrhizae of *Alnus crispa* and *A. rugosa* // New Phytol. 1983. Vol. 94, N 2. P. 249—262.

Goor C. P. van. Is naast Kali-vok stikstafbemen in pinusculturen met gelepuntziekte noodzakelijk // Ned. bosbouw-tijdschr. 1962. Bd 34, N 10. P. 384—391.

Gregori G., Tocci A. Possibilita di produzione di piantine di *Alnus cordata* Loisel. micorizzate con *Tuber melanosporum* Vitt. e *Tuber aestivum* Vitt. // Ital. forest. e mont. 1985. Vol. 40, N 5. P. 262—270.

Gremmen J. Bosbranden en het gevaar voor *Rhizina undulata* // Nederl. bosbouw-tijdschr. 1976. Bd 48, N 9. S. 181—183.

- Güttay A. J. R. Impact of deicing slats upon the endomycorrhizae of roadside sugar maples // Soil. Sci. Soc. Amer. J. 1976. Vol. 40, N 6. P. 952—954.
- Handley W. R. Mycorrhizal associations and Calluna heathland afforestation // Forestry Comm. Bull. 1963. 36 p.
- Härkönen M. et al. Kauppasienopas / M. Härkönen, S. Lahti, G. Mäkinen, M. Takatalo, T. Ulvinen. Helsinki, 1983. 65 S.
- (Harley J. L.) Харли Д. Л. Биология микоризы // Микориза растений. М., 1963. С. 15—244.
- Harvey A. E., Jurgensen M. F., Larsen M. J. Seasonal distribution of ectomycorrhizae in a mature douglas — fir/larch forest soil in Western Montana // Forest Sci. 1978. Vol. 24, N 2. P. 203—208.
- Herrmann M., Kuthan J. Zur Problematik des Naturschutzes höherer Pilze // Mykol. Mitteilungsbl. 1981. Bd 25, N 2. S. 8—13.
- Hoiland K. Storopper i etablert sanddyne-vegetasjon på Lista, Vest-Agder. 2. Eroderende systemer // Blyttia. 1978. Vol. 36, N 2. P. 69—86.
- Hora F. B. Quantitative experiment on toadstool production in woods // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1959. N 42. P. 1—14.
- Hora F. B. Productivity of toadstools in coniferous plantations natural and experimental // Mycopathol. et mycol. appl. 1972. Vol. 48, N 1. P. 35—42.
- Houwers A., Akkerman A. D. Influence of inoculation on yield of *Alnus glutinosa* in the Netherlands // Plant and Soil. 1981. Vol. 64, N 1—2. P. 189—202.
- Jalkanen R. et al. Maanpinnan rikkomisen 10-vuotisvaikutus korvasienisatsoon / R. Jalkanen, E. Jalkanen, J. Jalkanen, M. Jalkanen // Pap. ja puu. 1984. Bd 66, N 5. S. 144—149.
- Jiabin H. et al. Host range of *Frankia endophytes* / H. Jiabin, Z. Zheyang, Ch. Huantiong, L. Huichang // Plant and Soil. 1985. Vol. 87, N 1. P. 61—65.
- Kalmar Z. Kalapos gombaink (*Hymenomycetes*) mykorrhiza kapcsolatai // Magy. agr. egyetem, erdőm., kar. evkőn. 1950. N 1. S. 157—187.
- Kardell L., Eriksson L. Kremlor, riskor, soppar. Skogsbruksmetodernas inverkan på produktionen av matsvampar // Sver. skogsvårdsförb. tidskr. 1987. N 2. S. 3—23.
- (Kelly A.) Келли А. Микотрофия у растений: Пер. с англ. М., 1952. 238 с.
- Kilbertus G., Mangenot F. Influence d'un tapis de mousses sur la mycorrhization de *Pinus sylvestris* // Oecol. plant. 1972. Vol. 7, N 1. P. 79—84.
- Kottke J. Comparative studies on the mycorrhization of *Larix decidua* and *Picea abies* by *Suillus grevillei* // Trees. 1988. N 2. P. 115—128.
- Laaksovirta K., Alakuitjala P. Lead, cadmium and zinc contents of fungi in the parks of Helsinki // Ann. bot. fenn. 1978. Vol. 15, N 4. P. 253—257.
- Laiho O. *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont of forest trees // Acta forest. fenn. 1970. Vol. 106. 74 p.
- Levisohn J. Growth stimulation of forest tree seedlings by the activity of free-living mycorrhizal mycelia // Forestry. 1956. N 29. P. 53—59.
- Linnemann G. Mykorrhiza und Düngung // Allg. Forst- und Jagdzeitung. 1964. Jg. 135, N 9. S. 228—233.
- Lisiewska M. Owocowanie macromycetes pod wpływem deszczowania napowierzchniach doświadczalnych w Borch Tucholskich // Bad. fizjogr. Pol. zach. 1982. Bd 33. P. 59—83.
- Lockwood J. L. Colloquium on soil fungistasis and lysis: summary and synthesis // Biol. and Contr. Soil-Borne Plant Pathogens. St. Paul, Minn. 1975. P. 194—197.
- Loub W. Mykorrhizen und ihre Entwicklung unter dem Einfluß von Walddüngungsmaßnahmen // Chl. ges. Forstw. 1963. Jg. 80, N 3. S. 183—191.
- Lloyd A. B., Lockwood J. L. Lysis of fungal hyphae in soil and its possible relation to autolysis // Phytopathology. 1966. Vol. 56, N 6. P. 595—602.
- Lyr H. Zur Frage des Streuabbaues durch ektotrophe Mykorrhizapilze // Mykorrhiza Intern. Mykorrhizasymposium (Weimar, 1960). 1963. S. 123—145.
- Mason P. A., Wilson J., Last F. F. Mycorrhizal fungi of *Betula* spp. factors affecting their occurrence // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1984. Vol. 85, N 1—2. P. 141—151.
- Mc Fee W. W., Stone E. L. The persistence of decaying wood in the humus layers of northern forest // Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 1966. Vol. 30, N 4.
- Mejstrik V., Benecke U. The ectotrophic mycorrhizas of *Alnus viridis* (Chaix) DC. and their significance in respect to phosphorus uptake // New Phytol. 1969. Vol. 68, N 1. P. 141—149.
- Mejstrik V., Cudlin Pavel. Experiences with mycorrhizal seedlings inoculation used for reforestation in immission stress areas // Angew. Bot. 1987. Bd 61, N 1—2. P. 47—52.
- Melin E. Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza: Eine ökologisch-physiologische Studie. Jena, 1925. 125 S.
- Melin E. Die Mykorrhizasymbiose der Waldbäume // Schweiz. Naturf. Ges. Verhandl. 1946. N 126. S. 26—33.
- Mendes M. A. Nematodes and associated fungi found in forest nurseries // Actas 3 Congr. Uniao fitopatol. mediter. Oeiras. 1972. P. 321—326.
- Meyer F. H. *Laccaria amethystina* (Bolt ex Fr.) Berk et Br., ein zur Mykorrhizabildung an der Buche befähigter Pilz // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1963. Vol. 76, N 3. S. 90—96.
- Mikola P. Studies on the ectotrophic mycorrhiza of pine // Acta forest fenn. 1965. Vol. 79 (2). P. 1—56.
- Mikola P. Mycorrhizal inoculation in afforestation // Intern. Rev. Forest. 1970. Res. 3. P. 123—196.

- Mikola P., Laiho O. Mycorrhizal relations in the raw humus layer of northern spruce forests // Metsäntutkimuslaitoksen julk. 1962. Vol. 55, N 18. P. 1—13.
- Mikola P. et al. The effect of slash burning on the commencement of mycorrhizal association / P. Mikola, L. Laiho, J. Erikäinen, K. Kuvaja // Acta forest. fenn. 1964. Vol. 77, N 3. P. 1—13.
- Mikola P., Hahl J., Forniaainen E. Vertical distribution of mycorrhizae in pine forests with spruce undergrowth // Ann. bot. fenn. 1966. Vol. 3, N 3. P. 406—409.
- Modess O. Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte // Symbolae Bot. Upsal. 1941. Bd 5 (1). S. 1—138.
- Molina R. Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry. I. Consistency between isolates in effective colonization of containerized conifer seedlings // Can. J. Forest. Res. 1982. Vol. 12, N 3. P. 469—473.
- Molina R., Chamard J. Use of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forestry: Effect of fertilizer forms and levels on ectomycorrhizal development and growth of containergrown Douglas-fir and ponderosa pine seedlings // Can. J. Forest. Res. 1983. Vol. 13, N 1. P. 89—95.
- Molliard M. De l'action on *Marasmius oreades* Fr. sur la végétation // Bull. Soc. bot. France. 1910. 57 p.
- Newman E. J., Heap A. J., Lawley R. A. Abundance of mycorrhizas and rootsurface microorganisms of *Plantago lanceolata* in relation to soil and vegetation: a multivariate approach // New Phytol. 1981. Vol. 89, N 1. S. 95—108.
- Nilsson T., Ginns J. Cellulolytic activity and the taxonomic position of selected brown-rot fungi // Mycologia. 1979. Vol. 71, N 1. P. 170—177.
- Nylund Jan-Frik. *Piloderma croceum* Erikss et Hjortst: The formation of ectomycorrhiza in conifers: Structural and physiological studies with special reference to the mycobiont, *Piloderma croceum* Erikss Hjortst // Acta Univ. upsal. Abstrs Uppsala Diss. Fac. Sci. 1981, N 615. P. 34.
- Ogawa M. Microbial ecology of Shiro in *Tricholoma matsutake* (S. Ito et Jmai) Sing. and its allied species. V. *Tricholoma matsutake* in *Tsuga sieboldii* forests // Trans. Mycol. Soc. Jap. 1977. Vol. 18, N 1. P. 34—46.
- Ohenoja E. Lapin suursienista ja sienisadosta // Acta lappon. fenn. 1978, N 10. S. 84—88.
- Ohenoja E. Suomen uhanalaiset sienet Johdanto Kotirata Heikki // Sienilehty. 1988. T. 39, N 4. P. 51—54.
- Olsen R. A., Odham G., Lindeberg G. Aromatic substances in leaves of *Populus tremula* as inhibitors of mycorrhizal fungi // Physiol. plant. 1971. Vol. 25, N 1. P. 122—129.
- Oswald E. T., Ferchau H. A. Bacterial associations of coniferous mycorrhizae // Plant and Soil. 1968. Vol. 27, N 1. P. 187—192.
- Page A. L., Chang A. C. Contamination of soil and vegetation by atmospheric deposition of trace elements // Phytopathology. 1979. Vol. 69, N 9. P. 1007—1011.
- Pearson V., Read D. J. The biology of mycorrhiza in the *Ericaceae*. II. The transport of carbon and phosphorus by the endophyte and the mycorrhiza // New Phytol. 1973. Vol. 72, N 6. P. 1325—1331.
- Pirazzi R. Micorizzazione di *Pinus halepensis* Mill. e *Pinus nigra* Arnold con *Tuber melanosporum* Vitt. e *Tuber brumal* Vitt. varietas *moschatum* Ferry // Micol. ital. 1986. Vol. 15, N 1. P. 5—11.
- Raatikainen M. Lentoruiskutusten vaikutuksista marja- ja sienisatoon // Metsä ja puu. 1980. N 5. P. 16—19.
- Rambelli A. Rapporti tra micorizzia e micorrizosfera in *Pinus radiata* D. Don // Ann. Accad. ital. sci. forest. 1970. Vol. 19. P. 393—421.
- Rambelli A. The rhizosphere of mycorrhizae // Ectomycorrhizae: Their Ecol. and Physiol. New York; London, 1973. P. 299—349.
- Reid C. P., Woods F. W. Translocation of C¹⁴-labeled compounds in mycorrhizae and its implications in interplant nutrient cycling // Ecology. 1969. Vol. 50, N 2. P. 179—187.
- Reissek S. Über Endophyten der Pflanzenzelle // Naturwiss. Abh. Hadinger. 1847. Bd 1.
- Richards B. N. Nitrogen fixation in the rhizosphere of conifers // Soil. Biol. and Biochem. 1973. Vol. 5, N 1. P. 149—152.
- Riffle J. W. Effect of an *Aphelenchocdes* species on the growth of mycorrhizal and pseudomycorrhizal fungus // Phytopathology. 1967. Vol. 57, N 6. P. 541—544.
- Riffle J. W. Pure culture synthesis of ectomycorrhizae on *Pinus ponderosa* with species of *Amanita*, *Suillus* and *Lactarius* // Forest Sci. 1973. Vol. 19, N 4. P. 242—250.
- Ritter G., Tölle H. Stickstoffdüngung in Kiefernbeständen und ihre Wirkung auf Mykorrhizabildung und Fruktifikation der Symbiosepilze // Beitr. Forstwirtschaft. 1978. Bd 12, N 4. S. 162—166.
- Robertson N. F. Studies on the mycorrhiza of *Pinus silvestris*. 1. The pattern of development of mycorrhizal roots and its significance for the experimental studies // New Phytol. 1954. Vol. 53, N 2. P. 253—283.
- Robinson R. K. The production by roots of *Calluna vulgaris* of a factor inhibitory to growth of some mycorrhizae fungi // J. Ecol. 1972. N 60. P. 219—221.
- Romell L. A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy // Sven. bot. tidskr. 1938. Vol. 32. P. 89—99.
- Rose S. L. Mycorrhizal associations of some actinomycete nodulated nitrogenfixing plants // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 13. P. 1449—1454.
- Salch-Rastin N. Salt tolerance of the mycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd // Europ. J. Forest. Pathol. 1976. Vol. 6, N 3. P. 184—187.

- Salo K.* Mushrooms and mushroom yields on transitional peatlands in central Finland // *Ann. bot. fenn.* 1979. Vol. 16, N 3. P. 181—192.
- Schwöbel H.* Beitrag zur Frage der Mykorrhizabildung // *Z. Pilzk.* 1956. Bd 22. S. 20—23.
- Segerros H. E.* Vägsaltet och växterna // *Sver. natur.* 1972. Bd 63, N 6. S. 295—298.
- Shaw C. G., Mobina R., Walden J.* Development of ectomycorrhizae following inoculation of containerized Sitka and white spruce seedlings // *Can. J. Forest. Res.* 1982. N 2. P. 191—195.
- Singer R.* Areal und Ökologie des Ektotrophs in Südamerika // *Z. Pilzk.* 1964. 30. S. 8—14.
- Singer R., Moser M.* Forest mycology and forest communitis in South America // *Mycopathol. et Mycol.* 1965. Appl. 26.
- Sperdin F.* *Phaeolepiota aurea* (Matt. ex Fries) Climmerschüppling (auch Goldschüppling genamit) // *Carinthia II.* 1970 (1971). 80. Sonderh. 28. S. 367—369.
- Spitko R. A., Tattar T. A., Rohde R. A.* Incidence and condition of vesicular-arbuscular mycorrhizae infections in the roots of sugar maple in relation to maple decline // *Can. J. Forest. Res.* 1978. Vol. 8, N 4. P. 375—379.
- Takkunen N.* Commercial aspects of the mushroom yields in fertilized forests. EKT-series. 1978. N 448. P. 1—9. (Inst. Food Chemistry Technol., Univ. Helsinki).
- Thomas G. W., Jackson R. M.* Growth responses of *Sitka spruce* seedlings to mycorrhizal inoculation // *New Phytol.* 1983. Vol. 95, N 2. P. 223—229.
- Trappe J. M.* Some probable mycorrhizal associations in the Pacific Northwest. II // *Northwest. Sci.* 1960. N 34. P. 113—117.
- Trappe J. M.* Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae // *Bot. Rev.* 1962. Vol. 28, N 4. P. 538—606.
- Tresner H. D., Hayes J. A.* Sodium chloride tolerance of terrestrial fungi // *Appl. Microbiol.* 1971. Vol. 22, N 2. P. 210—213.
- Tyler G.* Upplagring och fördelning av tunga metaller, särskilt bly, i mark och vegetation lägs vägar // *Rapp. Statens vägoch trafilinst.* 1974. N 54. P. 11—36.
- Ulbrich E.* Ergebnisse neuerer Forschungen über die Mykorrhiza // *Sitzsber. Ges. Naturf. Freundl.* Berlin, 1936. S. 260—274.
- Veijalainen H.* Metsäojitusalueiden sienisadosta Mushroom production on drained peatlands // *Suo.* 1974. Vol. 26. P. 31—33.
- Veselinovic N., Peno M.* Mikotrofnost sumskih vrsta drveca i njen znacaj u rasadnickoj proizvodnji, posumliavnu goleti i prirodnoj obnovi suma // *Шумарство.* 1973. T. 26, № 9—10. S. 23—29.
- Vogt K. A. et al.* Conifer fine root and mycorrhizal root biomass within the forest floors of douglas-fir stands of different ages and site productivities / K. A. Vogt, E. E. Moore, D. J. Vogt, M. J. Redlin, R. L. Edmonds // *Can. J. Forest Res.* 1983. Vol. 13, N 3. P. 429—437.
- Vreeland P., Kleiner E. F., Vreeland H.* Mycorrhizal symbiosis of *Sarcodes sanguinea* // *Environ. and Exp. Bot.* 1981. Vol. 21, N 1. P. 15—25.
- Wästerlund J.* Försvinner tallens mykorrhizasvampar vid gödsling? // *Sven. bot. tidskr.* 1982. Bd 76, N 6. P. 411—417.
- Whittingham J., Read D. J.* Vesicular arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. III. Nutrient transfer between plants with mycorrhizal interconnections // *New Phytol.* 1982. Vol. 90, N 2. P. 277—284.
- Wirkamp M.* Macroflora and soil relationships in a pine plantation // *Ecology.* 1966. Vol. 47, N 2.
- Woods F. W., Brock K.* Interspecific transfer of Ca-45 and P-32 by root systems // *Ecology.* 1964. Vol. 45. P. 886—889.
- Wüstenhöfer B.* Versuche der Aktivierung und Revitalisierung erkrankter Waldbestände durch Mykorrhizaimpfung // *Champignon.* 1987. N 313. S. 36—40, 43—47.
- Zwatz B.* Hexenringe im Zierrasen mehr als ein harmloser Aberglaube // *Pflanzenarzt.* 1973. Bd 26, N 5. S. 45.

УКАЗАТЕЛЬ ГРИБОВ

- Agaricus arvensis* Schaeff.: Secr. 40, 50, 109, 129, 135, 168
 — *silvaticus* Schaeff.: Secr. 31, 39
Agrocybe dura (Bolt.: Fr.) Sing. 53
Amanita citrina Schaeff. 30
 — *muscaria* (L.: Fr.) Hooker 8, 9, 30, 31, 39, 42, 48, 49, 52, 62, 66, 67, 75, 93, 94, 97, 109, 135, 139, 143, 152, 159, 166, 184
 — *pantherina* (DC.: Fr.) Secr. 21
 — *rubescens* (Pers.: Fr.) S. F. Gray 21
Armillariella mellea (Vahl.: Fr.) Karst. 45—48, 53, 74, 141, 143, 149, 152, 159, 161, 184
Boletinus asiaticus Sing. 31
 — *paluster* (Pk.) Pk. 19
Boletus badius Fr. 30
 — *edulis* Bull.: Fr. 14, 18, 19, 31, 40, 45, 48, 50, 52, 53, 57—59, 62, 65, 66, 69, 71, 73, 75, 77, 82, 85, 92, 93, 105, 109, 113, 114, 117—119, 139, 141, 150, 159, 162, 165—168, 170—172, 174, 176, 177
 — — *f. betulicola* Vassilk. 66, 72, 119, 174
 — — *f. edulis* 72
 — — *f. pinicola* (Vitt.) Vassilk. 66, 72, 81, 92
Cantharellus cibarius Fr. 15, 19, 21, 42, 43, 74, 105, 149, 154, 168, 170, 176
Chroogomphus rutilus (Schaeff.: Fr.) O. K. Miller 84, 97, 98, 154
Clavariadelphus pistillaris (Fr.) Donk 163
Clitocybe clavipes (Pers.: Fr.) Kumm. 48, 152
 — *nebularis* (Batsch: Fr.) Kumm. 152
 — *odora* (Bull.: Fr.) Kumm. 40, 53, 109, 129, 135, 168
Collybia butyracea (Bull.: Fr.) Kumm. 39, 42, 48, 68, 152
 — *dryophyla* (Bull.: Fr.) Kumm. 42, 68, 152
 — *peronata* (Bolt.: Fr.) Kumm. 166
Coprinus atramentarius (Bull.: Fr.) Fr. 163
 — *comatus* (Muell.: Fr.) S. F. Gray 176
Corticium bicolor Pk. 38, 39, 143, 146, 166
Cortinarius alboviolaceus (Pers.: Fr.) Fr. 92, 93, 109, 119, 150, 161
 — *armillatus* (Fr.: Fr.) Fr. 48, 49, 119, 129, 144, 166, 176
 — *collinitus* (Sow.: Fr.) Fr. 48
 — *mucosus* (Fr.) Kickz. 92, 93, 119, 123, 176
 — *pholideus* (Fr.: Fr.) Fr. 48, 49, 86, 150
 — *violaceus* (L.: Fr.) Fr. 163
Craterellus cornucopiodes (L.) Fr. 152
Cystoderma amianthinum (Scop.: Fr.) Fayod 152
 — *carcharias* (Pers.: Secr.) Fayod 152
 — *granulosum* (Betsch: Fr.) Fayod 48, 159, 160
Dermocybe cinnabarina (Fr.) Wünsche 150
 — *cinnamomea* (L.: Fr.) Wünsche 48, 49, 98, 99, 159
 — *sanguinea* (Wulf.: Fr.) Wünsche 48
 — *semisanguinea* (Fr.) Mos. 32, 48, 49, 85, 99, 144, 159
Gomphidius glutinosus (Schaeff.: Fr.) Fr. 19
 — *roseus* (Fr.) Karst. 48, 50, 65, 92, 93, 150
Gyromitra esculenta (Pers.) Fr. 40, 41, 45—47, 74, 141, 172, 176
 — *infula* (Schaeff.) Fr. 152
Hebeloma crustuliniforme (Bull.) Quél. 13, 21, 22, 182
Helvella crispa (Scop.) Fr. 163
Hydnum repandum L.: Fr. 176
Hygrophoropsis aurantiaca (Fr.) Maire 30—32, 48, 57, 144
Hygrophorus hypothejus (Fr.: Fr.) Fr. 50, 64, 68, 74, 99, 100, 150, 159.
Hypholoma fasciculare (Fr.) Kumm. 42, 45, 47, 141, 143, 159, 161, 184
Inocybe fastigiata (Schaeff.: Fr.) Quél. 8
 — *lacera* (Fr.) Kumm. 47, 49, 50, 52, 53, 182
Kuehneromyces mutabilis (Fr.) Sing. et A. H. Smith 53, 149, 159, 161
Laccaria laccata (Scop.: Fr.) Berk. et Br. 8, 9, 13, 26, 27, 32, 38, 39, 45—50, 52, 53, 81, 92, 94, 95, 97, 135, 138, 141, 143, 146, 147, 152, 159, 166, 182, 184
Lactarius controversus (Fr.: Fr.) Fr. 20
 — *deliciosus* (L.: Fr.) S. F. Gray 9, 18, 19, 21, 45, 50, 55, 70, 74, 79, 170, 172, 177
 — *detririmus* Grröger 18, 40, 50, 55, 74, 170, 172, 174, 177
 — *flexuosus* (Pers.: Fr.) S. F. Gray 20, 48, 49, 71, 77, 86, 135, 139, 153, 170
 — *mitissimus* (Fr.) Fr. 109, 135
 — *necator* (Bull.: Fr.) Karst. 4, 10, 20, 33, 35, 40, 50, 53, 85, 86, 109, 113—115, 117, 129, 131, 133, 135, 139, 143, 168, 184
 — *pubescens* (Krombh.) Fr. 9, 45, 47, 50, 53, 86
 — *resimus* (Fr.) Fr. 19—22, 33, 45, 52, 53, 71, 79, 114, 143, 162, 165, 168, 170, 171, 177, 184, 185
 — *rufus* (Scop.: Fr.) Fr. 14, 18, 31, 33, 35, 37—39, 45—47, 49, 50, 79, 81, 82, 84, 85, 92, 95—97, 109, 141, 143, 146, 150, 152, 159—162, 166, 171, 184
 — *scrobiculatus* (Scop.: Fr.) Fr. 18, 170
 — *torminosus* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray 20—22, 33, 37, 38, 40, 50, 70, 71, 85, 86, 109, 114, 117, 123, 129, 149, 152, 153, 162, 166, 168, 170, 171, 184, 185
 — *trivialis* (Fr.: Fr.) Fr. 170
 — *vellereus* (Fr.) Fr. 20
 — *vietus* (Fr.) Fr. 33, 37, 38, 48, 49, 109, 123, 129, 149, 154
Leccinum aurantiacum (Fr.) S. F. Gray 20, 21, 47, 53, 73
 — *percandidum* (Vassilk.) Watl. 20, 152
 — *scabrum* (Bull.: Fr.) S. F. Gray 21, 22, 30, 31, 35, 37—39, 41, 42, 47—50, 58, 69, 71, 81, 83, 85, 86, 100, 117, 123, 141, 143, 149, 159, 162, 166, 184
 — *testaceosabrum* (Secr.) Sing. 18, 19, 40, 47, 69, 81, 85, 105, 114, 117, 123, 125, 141, 143, 149, 152—154, 159, 162, 166, 168, 170, 171
 — *vulpinum* Watl. 141
Lepista nuda (Bull.: Fr.) Cke. 40
Lycoperdon perlatum Pers.: Pers. 8, 39, 48, 68, 125, 143, 149, 150, 153, 154, 159
 — *umbrinum* Pers.: Pers. 39

- Macrolepiota procera* (Scop.: Fr.) Sing. 42, 143
 — *rhacodes* (Vitt.) Sing. 31, 39, 42
Marasmius oreades (Bolt.: Fr.) Fr. 40, 42
 — *scorodonius* (Fr.) Fr. 48, 50, 72
Morchella conica Pers. 45
Mycena pura (Pers.: Fr.) Kumm. 152

Paxillus atromentosus (Batsch: Fr.) Fr. 30, 31, 39
 — *involutus* (Batsch: Fr.) Fr. 4, 7—10, 14, 19, 26, 30, 31, 33, 35, 37—40, 42, 45, 47, 48, 52, 53, 57, 72, 73, 75, 79, 81, 82, 84—87, 90, 97, 105, 109, 111, 133, 135, 139, 143, 147, 152, 159, 161, 171, 173, 174, 184
Peziza badia Pers. 45, 109, 141
Phaeolepiota aurea (Mattuschka: Fr.) Maire 40, 53
Pisolithus tinctorius (Pers.) Coker. et Couch. 12, 16, 42

Rhizina undulata Fr. 45—47, 141, 143
Rozites caperatus (Pers.: Fr.) Karst. 35, 64, 125, 129, 159, 160, 161, 162, 176, 177
Russula adusta (Pers.: Fr.) Fr. 53
 — *aeruginea* Lindbl. ex Fr. 62, 67, 68, 75, 77, 85, 109, 117, 125, 128, 129
 — *decolorans* (Fr.) Fr. 50
 — *delica* Fr. 15, 19, 20, 42, 47, 57, 177
 — *emetica* (Schaeff.: Fr.) S. F. Gray 19
 — *fellea* Fr. (Fr.) 22
 — *foetens* (Pers.: Fr.) Fr. 15, 22
 — *grisea* Pers.: Fr. 22
 — *paludosa* Britz. 35, 50
 — *xerampelina* (Schaeff.) Fr. 67, 68, 77, 85, 109, 117, 128, 129

Scleroderma aurantium (Bull.) Pers. 16
 — *verrucosum* (Bull.) Pers. 40
Scutiger ovinus (Schaeff.: Fr.) Murr. 74
Stropharia aeruginosa (Curt.: Fr.) Quel. 40, 53
 — *hornemanni* (Fr.: Fr.) Lund. et Nannf. 37, 39, 143, 152, 175
Suillus bovinus (L.: Fr.) O. Kuntze 21, 31, 35, 41, 45, 47, 49, 50, 62, 65, 74, 81, 82, 84, 85, 90, 92, 100, 150, 154, 159, 162, 166
 — *granulatus* (L.: Fr.) O. Kuntze 19, 30, 42, 47, 69, 72, 74, 92, 101, 102
 — *grevillei* (Klotzsch) Sing. 19, 48, 49, 102
 — *luteus* (L.: Fr.) S. F. Gray 9, 11, 19, 20, 30, 35, 38, 40—42, 45, 48—50, 53, 74, 81, 82, 84—86, 92, 101, 102, 109, 147, 150, 154, 168
 — *piperatus* (Bull.: Fr.) O. Kuntze 69, 109, 128, 129
 — *variegatus* (Scartz: Fr.) O. Kuntze 30, 31, 35, 38, 41, 42, 49, 72, 81, 84, 85, 102, 103, 147, 150, 152, 154, 159, 160, 162, 166, 170

Thelephora terrestris Pers.: Fr. 8, 9, 31, 35, 42, 45—47, 49, 52, 84, 141, 182, 184
Tricholoma flavovirens (Pers.: Fr.) Lundell 19, 74
 — *matsutake* (Ito et Imai) Sing. 43
 — *terreum* (Schaeff. Fr.) Kumm. 50
Tricholomopsis rutilans (Schaeff.: Fr.) Sing. 48
Tylopilus felleus (Bull.: Fr.) Karst. 31, 35, 74

Xerocomus badius (Fr.) Gilb. 19
 — *subtomentosus* (L.: Fr.) Quél. 8, 20, 22, 30, 31, 36, 45, 46, 49, 52, 85, 135, 138, 141, 144

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Макромицеты лесных фитоценозов	5
Состояние и задачи исследований экологии макромицетов	5
Глава 2. Природные условия района исследований	17
Глава 3. Объекты и методика исследований	26
Глава 4. Экология макромицетов	30
Рост макромицетов на органических субстратах	30
Макромицеты и растения напочвенного покрова	40
Влияние огня на плодоношение макромицетов	44
Значение экспозиции склона для плодоношения макромицетов	47
Макромицеты лесных опушек	49
Макромицеты у дорог	51
Выводы	54
Глава 5. Плодоношение макромицетов	56
Сроки плодоношения и урожай макромицетов	56
Влияние фауны на макромицеты	72
Выводы	77
Глава 6. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов в сосняках	78
Видовой состав и плодоношение макромицетов	78
Червивость съедобных макромицетов	90
Особенности реакции видов макромицетов на удобрения	92
Выводы	103
Глава 7. Влияние удобрений на плодоношение макромицетов в березняках	105
Видовой состав и плодоношение макромицетов	105
Червивость съедобных макромицетов	115
Особенности реакции видов макромицетов на удобрения	118
Выводы	139
Глава 8. Влияние рубок на плодоношение макромицетов	140
Главная рубка	140
Уход за лесом	148
Выводы	162
Глава 9. Охрана и рациональное использование грибных ресурсов	163
Охрана видового состава и запасов макромицетов	163
Повышение плодоношения микоризных грибов	170
Использование лесных съедобных грибов	175
Выводы	181
Заключение	182
Литература	186
Указатель грибов	195

Владимир Иванович ШУБИН

МАКРОМИЦЕТЫ

**лесных фитоценозов таежной зоны
и их использование**

*Утверждено к печати
Карельским филиалом
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Г. А. Баре*
Художник *В. М. Иванов*
Технический редактор *Е. М. Черножукова*
Корректоры *Г. Н. Мартянова и С. И. Семиглазова*

ИБ № 44080

Сдано в набор 18.05.89. Подписано к печати 15.01.90.
М-18020. Формат 70×100¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Гарни-
тура обыкновенная. Фотонабор. Печать офсетная. Усл.
печ. л. 16.25. Усл. кр.-от. 16.75. Уч.-изд. л. 19.82. Тираж
750 экз. Тип. зак. № 1596. Цена 3 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука».
Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.